АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 53

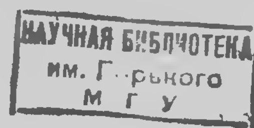
6

ИЮНЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1968



УДК 581.9 (118.2) (571.66)

А. И. Челебаева

НЕОГЕНОВАЯ ФЛОРА РЕКИ ЛЕВОЙ ПИРОЖНИКОВОЙ НА КАМЧАТКЕ

С 4 рисунками и 4 таблицами рисунков

A. I. CHELEBAYEVA. THE NEOGENE FLORA OF THE RIVER PIROZHNIKOVAYA (KAMCHATKA)

До настоящего времени единственной опубликованной работой о неогеновых флорах Камчатки является работа А. Н. Криштофовича о флоре западного берега залива Корфа (1934). Многочисленные сборы последних десятилетий изучены в большинстве случаев предварительно и известны лишь в виде списков в рукописях и в некоторых опубликованных работах. Это в большой степени затрудняет стратиграфические сопоставления по флористическим остаткам. Настоящая статья посвящена описанию коллекции ископаемых растений, собранной А. Р. Гептнером в 1961 г. в среднем течении р. Тигиля на западной Камчатке. Местонахождение, открытое А. Р. Гептнером, расположено на правом берегу р. Тигиля в 1—2 м ниже впадения р. Левой Пирожниковой (правый приток р. Тигиля) в основании обрыва первой речной террасы. Зарисовка обнажения, сделанная А. Р. Гептнером, приведена на рис. 1.

Отпечатки листьев собраны в точке 6036. Здесь разрез представлен переслаиванием мелкогалечных конгломератов, песчаников и алевролитов с линзами сидеритизированных разностей этих пород. Слои полого падают к востоку. Флороносными являются алевролиты и мелкозернистые песчаники. Наилучшую сохранность отпечатки имеют в линзах сидеритов, где они присутствуют в виде целых листьев и их фрагментов. В результате сильно развитого процесса сидеритизации фитолеймы не сохранились. В коллекции оказалось возможным установить следующие виды: *Pinus* ? sp., *Salix* sp., *Populus* sp., *Fagus antipovii* Heer, *Quercus* cf. *pseudolyrata* Lesq., *Cercidiphyllum crenatum* (Ung.) R. Brown, *Acer monoides* Shap. Помимо отпечатков листьев имеются два отпечатка крылаток *Acer* cf. *grahamensis* Knowlt. et Cocker. Несколько отпечатков отнесены к *Phyllites* sp. ввиду неясности их систематического положения.

Среди полных или почти полных отпечатков 15 принадлежат *Fagus antipovii*, 3 — *Cercidiphyllum crenatum*, 3 — *Acer monoides*, 2 — *Acer* cf. *grahamensis*. 1 — *Salix* sp., 1 — *Quercus* cf. *pseudolyrata*, 1 — *Pinus* ? sp. (хвоинка). Отпечатки расположены преимущественно в плоскости наслоения и мало деформированы. Фрагментарные отпечатки и детрит представлены главным образом обрывками листьев бука, в меньшей степени — листьев других пород. Виды данной флоры принадлежат широколиственному листопадному лесу. Их современные аналоги в большинстве своем произрастают в составе лесов предгорий умеренного и теплоумеренного пояса. Вероятно, наиболее теплолюбивым элементом является *Fagus antipovii*, свидетельствующий также о значительной влажности климата. Последнее подтверждается и крупными листовыми пластинками всех растений.

Установленный комплекс, хотя он и представлен небольшим количеством видов, содержит чрезвычайно характерные элементы миоценовых листопадных флор Восточной Азии, являющихся дериватами олигоценовой тургайской флоры. *Fagus antipovii*, *Cercidiphyllum crenatum*, *Acer monoides* и крупноплодные клены — обычные компоненты среднемиоценовой флоры верхнедуйской свиты Сахалина и флоры типа «Дайджима» в Японии. В верхнемиоценовой флоре типа «Митоку» (Tanai, 1961) и одновозрастной флоре курасийской свиты Сахалина (Фотьянова, 1964) наблюдаются некоторое обеднение родового состава и изменение видового состава по сравнению с флорами среднего миоцена. В частности, *Fagus antipovii*, замещается в верхнем миоцене Японии видами, близкими к *F. japonica* Maxim. и *F. crenata* Blume, произрастающими на Японских

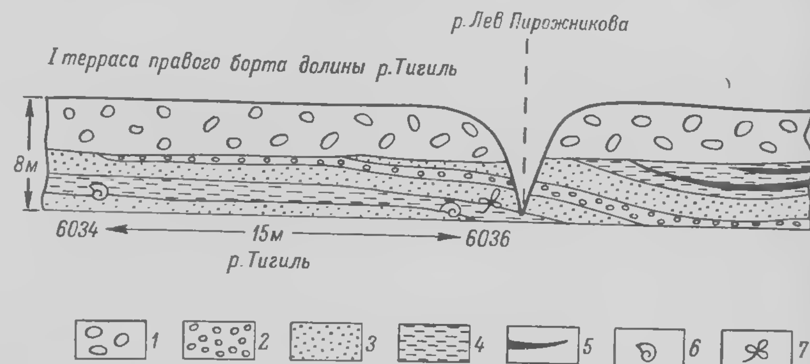


Рис. 1. Местонахождение точек сбора неогеновой флоры и фауны на р. Пирожниковой (рис. А. Р. Гептнера).

1 — четвертичные галечники, неогеновые; *2* — конгломераты, *3* — песчаники; *4* — алевролиты; *5* — лигниты; *6* — ископаемая фауна; *7* — ископаемая флора.

островах в настоящее время. Этот факт интересен в том отношении, что в исследованной нами флоре с р. Левой Пирожниковой *F. antipovii* представлен необычайно богато. Учитывая широтную климатическую зональность, выявленную по флоре в среднем миоцене Сахалина (И. Фотьянова, 1964) и в среднем и верхнем миоцене Японии (Tanai, 1961), а также более северное положение описываемого местонахождения на Камчатке, трудно допустить процветание этого вида в верхнем миоцене в северной части его ареала. Поэтому наиболее вероятно предположить, что исследованная флора одновозрастна с флорой верхнедуйской свиты и флорами типа «Дайджима», т. е. является среднемиоценовой.

Непосредственно в основании флороносного горизонта (рис. 1) А. Р. Гептнером были собраны многочисленные отпечатки и ядра морских моллюсков. В. Н. Синельникова, определив эту фауну, высказала мнение о сходстве последней с фаунистическим комплексом этолонской свиты западного побережья Камчатки (устное сообщение), которая в соответствии с унифицированной стратиграфической схемой западной Камчатки (1961) относится к среднему плиоцену. Подобное расхождение во взглядах на возраст фауны и флоры из одних и тех же горизонтов обнаруживается на Камчатке не впервые. По-видимому, оно связано с недостаточной исследованностью как ископаемых флор, так и ископаемых фаун Камчатки и требует их более глубокого изучения.

Описание материала

Pinus? sp.

(Табл. I, *5*)

И с с л е д о в а н н ы е о т п е ч а т к и: 6036/72. В коллекции имеется несколько обрывков и один полный отпечаток отдельной хвои. Длина отпечатка 3.5 см, ширина 1.3 мм, верхушка острая, основание слабо суженное. Края хвоинки темные, средняя часть светлая, по центру проходит тонкая темная линия.

Salix sp.

Табл. IV, *5*

И с с л е д о в а н н ы е о т п е ч а т к и: 6036/48, 6036/82а, 6036/36. Имеется один почти полный отпечаток (6036/48, табл. IV, *5*) цельнокрайнего листа длиной 5.3 см, шириной 2 см, ланцетовидной формы с узкоклиновидным, коротко низбегающим основанием и коротким (4 мм) изогнутым черешком. К верхушке пластинка листа постепенно сужается, верхушка не сохранилась. Главная жилка сильная, вторичные жилки более тонкие, частые, отходят от нее под углом 45—55°. Промежуточные жилки по 1—2 отходят от главной под более тупым углом и достигают средины ширины пластинки. Третичные жилки тонкие, наклонные к боковым, соединяют их прямыми или разветвляющимися анастомозами. На остальных отпечатках сохранились отдельные участки листьев такого же типа.

С р а в н е н и е. Описанный выше экземпляр имеет сходство с *Salix ovalis* Vcher. из позднеолигоценовой флоры Мамонтовой горы (Вчерашняя, 1966), но отличается от него более узким основанием и более пологим восхождением вторичных жилок, тогда как у *S. ovalis* они очень круто поднимаются вверх, особенно в верхней части листа. Сходным по характеру жилкования является *S. libbeyi* Lesq. (Lesquereux, 1883) из олигоцена Северной Америки, отличающийся более овальной формой, резко суженной в основании пластинки. Мы не считаем пока возможным уверенно отнести отпечатки *Salix* из флоры р. Пирожниковой к какому-либо из известных ископаемых видов. Для выделения нового вида имеющегося материала недостаточно.

Populus sp.

И с с л е д о в а н н ы е о т п е ч а т к и: 6036/78. Верхняя часть листа плохой сохранности, длиной 5.3 см, шириной 4.2 см. Под бинокуляром хорошо видно характерное для этого рода жилкование. Край листа мелкозубчатый. Зубцы с округленной спинкой наклонены вперед, у некоторых на кончике заметно желёзкообразное утолщение. Зубцы такого типа, но более крупные свойственны *Populus balsamoides* Goepp., вида, известного из многих местонахождений неогеновых флор на Камчатке. Сходной формы мелкие железистые зубчики имеют также и листья современного *P. suaveolens* Fisch., произрастающего на Камчатке, и его ископаемые аналоги, найденные нами в щапинской свите хр. Тумрок (восточная Камчатка). Фрагментарность данного отпечатка не позволяет установить, к какому из этих двух видов он относится.

Fagus antipovii Heer

Табл. I, *1—3*; II, III; IV, *3*. Рис. 2, 3, *а—ж*

1858. *Fagus antipovii* H e e r in Abich, Paläont. d. Asiat. Russlands, p. 521, t. VIII, fig. 2.
1878. H e e r, Miocene Pflanzen von Sachalin, p. 36, t. VII, fig. 5; t. VI, fig. 8.
1956. К р и ш т о ф о в и ч и др., Флора Ашутаса, стр. 98, табл. XXVIII, фиг. 1—5; табл. XXIX, фиг. 2.
1959. Б у д а н ц е в, Флора Сев. Приаралья, стр. 228, табл. VII, фиг. 4.
1962. Г о р б у н о в, Описание третичных растений Зап. Сибири, стр. 344, табл. 69, фиг. 2; табл. 73, фиг. 1.
1961. T a n a i, Neogene floral change in Japan, p. 306, pl. 16, fig. 4.
1963. T a n a i, Miocene floras of southwest. Hokkaido, p. 121, pl. 13, fig. 2,7.

И с с л е д о в а н н ы е о т п е ч а т к и: 6036/1, 1а; 6036/2, 2а, 2б, 2в, 2г; 6036/3, 4, 5, 5а, 6; 6036/7, 7а, 8, 9, 10, 10а; 6036/11, 12, 12а, 13; 6036/16, 17, 18, 19, 19а (противоотпечаток); 6036/20, 21, 21а, 21б; 6036/22, 23; 6036/35, 47, 49, 49а, 50; 6036/60, 61, 61а, 61б; 6036/63, 63а, 63б; 6036/64, 65, 66, 67, 68, 67а; 6036/69, 73, 75, 76, 77.

В коллекции имеется 56 отпечатков листьев. Из них 15 полных или почти полных, промеры которых приведены в таблице, 13 отпечатков верхней части листа с верхушкой, 28 отпечатков нижней части листа с основанием. Не учтено количество фрагментов средней части листьев без верхушки и основания и более мелкие обрывки. Бóльшая часть листьев имеет эллиптическую форму, равномерно сужены к основанию и к верхушке, с отношением длины к ширине в пределах от 10 : 4 до 10 : 6 и наибольшей шириной вблизи средней части пластинки. Часть листьев обладает формой, близкой к обратнояйцевидной, с узким клиновидным основанием и наибольшей шириной выше середины, или яйцевидной с округлым основанием. Ряд экземпляров имеет переходный характер. Два отпечатка (рис. 3, *в*, *ж*) имеют продолговатую форму с отношением длины к ширине, близким 10 : 3. Полных отпечатков крупных листьев не сохранилось. Если судить по размерам верхней части листа на отп. 6036/12, длина его должна быть не менее 17—18 см. Близок по размеру и лист на отп. 6036/18, имеющий наибольшую ширину — 8.4 см. Длина большинства листьев колеблется от 12 до 10 см. Наименьший размер — 4.6 см (отп. 6036/2а; табл. II, *4*). У большинства листьев верхушка постепенно сужен-

Рис. 2. Прорисовки отпечатков листьев *Fagus antipovii* Heer.

а — отп. 6036/2, увел. 1.1; *б* — отп. 6036/1, увел. 1.1; *в* — отп. 6036/6, нат. вел.; *г* — отп. 6036/20, увел. 1.1; *д* — отп. 6036/2б — нат. вел.

Рис. 3. Прорисовки отпечатков листьев *Fagus* и *Phyllites* sp.

а—*ж* — *Fagus antipovii* Heer (*а* — отп. 6036/3, увел. 1.1; *б* — отп. 6036/8, увел. 1.2; *в* — отп. 6036/21а, нат. вел.; *г* — отп. 6036/4, нат. вел.; *д* — отп. 6036/61, нат. вел.; *е* — отп. 6036/2а, нат. вел.; *ж* — отп. 6036/9, нат. вел.); *з* — *Phyllites* sp. (отп. 6036/79, увел. 1.1).

Промеры листьев *Fagus antipovii* Heer

Отпечатки	Длина (в мм)	Ширина (в мм)	Число боковых жилок	Угол отхождения боковых жилок			
				у основания	в средней части	в верхней части	тип основания
6036/1	122	60	20—19	40—45	—	40—45	I
6036/2	120	53	14—14	55—50	40—35	40—30	I
6036/5	139	61	17—17	40—35	40—40	35—30	I
6036/6	112	43	15—15	40—35	40—40	40—40	I
6036/7	110	64	14	50—45	40—40	40—40	I
6036/22	122	58	17	50—50	40—40	40—40	I
6036/21	96	43	15	65—50	40—30	40—30	I
6036/7а	100	65	11	50—50	50—45	—	I
6036/4а	93	44	18	65—50	50—50	45—45	II
6036/19	103	40	15	65—50	50—50	45—40	II
6036/3	105	42	13	70—50	45—40	40—40	II
6036/21а	59	21	11	50—40	—	40—30	II
6036/20	71	32	14	60—55	40—40	40—35	I
6036/8	77	40	15	50—40	45—45	40—40	I—II
6036/2а	45	22	12	50—50	50—45	40—40	I

ная, острая, у части экземпляров слабо округленная (табл. IV, *3*). Наибольшую изменчивость обнаруживает основание листовой пластинки. Можно выделить два основных типа: I-й тип — округло-клиновидное основание, иногда переходящее в широко-клиновидное, характеризующееся выпуклым контуром нижней части пластинки (табл. II, *1*; I, *1,3*). В пределах этого типа наблюдаются более узкие и более широкие формы. II тип — узкоклиновидное, внезапно и круто закругляющееся, иногда почти обрубленное основание. Для этого типа характерен почти прямолинейный или вогнутый контур нижней части листа (табл. I, *2*; II, *2*, *3*). Здесь также отмечаются широкие и узкие формы. Широкое основание II типа дает переходные ступени к основанию I типа. Бóльшая часть листьев цельнокрайние или несут мелкие тупые зубцы, наклоненные вверх. Гораздо реже встречаются экземпляры с более ярко выраженной зубчатостью, но и в этом случае зубцы притупленные. Главная жилка сильная, постепенно истончающаяся к верхней трети пластинки, в верхушке листа иногда извилистая. Черешок длиной от 0.8 до 1.7 см. Вторичные жилки в числе 14—18 (20) пар, у мелких, недоразвитых листьев 12—13 пар, очередные и супротивные, прямые, иногда слабо дуговидно изогнутые или отогнутые, почти параллельные, в основании листа две пары иногда сближенные и веерообразно расходящиеся. Угол между главной и боковыми жилками в нижней части листа от 65—70° до 40°, в средней части 50—40°, в верхней 40—30°. Не доходя до края листа 1—0.5 мм, они внезапно истончаются, резко загибаются кверху и, анастомозируя с жилками более мелких порядков, теряются в их сетке, не достигая следующей боковой жилки (табл. III, *2—4*). У части экземпляров от нижних вторичных жилок с наружной стороны отходят короткие ответвления в сторону края (одно-два). Между листьями, не имеющими таких ответвлений, и теми, у которых они отчетливо выражены, существуют промежуточные формы, у которых эти ответвления тонкие и не вполне развиты. Третичные жилки тонкие, частые, перпендикулярны боковым, прямые или слабо изогнутые, сплошные или разветвляющиеся в средней части (табл. III, *5*). Более тонкие жилки образуют мелкую изометрическую или почти квадратную сеточку (табл. III, *6*).

Наличие переходных форм между различными типами листовой пластинки и различная степень развития отклонений в жилковании позволяют рассматривать все изученные листья *Fagus* в пределах одного вида, обладающего значительной морфологической изменчивостью. В этом убеждает и то, что все отпечатки собраны в одном маломощном слое.

С р а в н е н и е. Описываемые листья ископаемого бука имеют большое сходство с отпечатками *Fagus antipovii* из олигоцена Казахстана, которые также имеют 14—18 боковых жилок и более или менее широкую эллиптическую пластинку. Наиболее близок к типу вида отпечаток 6036/4 (табл. II, *2*; рис. 3, *г*), отличающийся от него лишь наибольшей шириной в средней части пластинки, тогда как у типа вида она несколько ниже середины. Выделенные в нашем материале отпечатки с основанием I типа совпадают с формой *typica*, а с основанием II типа — с формой *attenuata*, установленными А. Н. Криштофовичем во флоре Ашутаса. Просмотр ашутасских отпечатков, любезно предоставленных нам И. А. Ильинской, позволил установить наличие слабых, по толщине не

отличимых от третичных жилок ответвлений с внешней стороны к краю у средних вторичных жилок на некоторых листьях *Fagus antipovii*. В описании этого вида из Сарыбулака Л. Ю. Буданцев также отмечает, что «нижние пары вторичных жилок дают с внешней стороны короткие ответвления в сторону края». Большое сходство исследованный материал имеет с изображениями О. Геера *Fagus antipovii* с Сахалина. При этом отпечаток из Дуи (O. Heer, 1878, t. VI, fig. 8) с округлым основанием напоминает отпечаток 6036/20 (табл. I, *3*), а изображение из Мгача (там же, t. VII, fig. 5) особенно сходно с отпечатком 6036/1 (табл. II, *1*). Обнаруживается также сходство с изображениями *F. antipovii* из флоры свиты Дайджима и ее аналогов в Японии (Tanai, 1961, 1963).

В настоящее время количество находок ископаемых листьев, относимых к *Fagus antipovii* Heer, в тихоокеанской части Восточной Азии (Япония, Сахалин, Камчатка) значительно превышает число отпечатков его из Казахстана, в частности из местонахождения Джар-Куэ, откуда происходит тип вида. Неравноценность материала затрудняет сравнение и выявление возможных отличий этого древнего бука в двух столь отдаленных друг от друга частях его ареала, к тому же разновозрастных. Значительная индивидуальная изменчивость, свойственная как ископаемым, так и современным представителям этого рода, делает эту задачу еще более сложной. И тихоокеанские, и казахстанские листья *F. antipovii* имеют отдельные черты сходства с тремя современными видами, а именно с *F. orientalis* Lypski (Малая Азия, Кавказ), *F. japonica* Maxim. (Япония) и *F. grandifolia* Ehrh. var. *caroliniana* F. et R. (Приатлантические штаты Сев. Америки). Однако ни к одному из них ископаемый вид не является особо близким.

Р а с п р о с т р а н е н и е. *Fagus antipovii* широко распространен в олигоценовых и миоценовых флорах Азии. В СССР он установлен в верхнем олигоцене Зайсанской котловины (Ашутас), Тургая (Джар-Куэ и др.), северного Приаралья, западного склона Урала, Западной Сибири; в среднем миоцене — в верхнедуйской свите Сахалина. Вне СССР — во флорах типа «Аниаи» и «Дайджима» (Япония).

На Камчатке, кроме этого местонахождения, мы имеем отпечатки его во флоре медвежкинской свиты залива Корфа, березовской свиты р. Кававли в Срединном хребте (здесь он ранее был установлен М. О. Борсук), утхолокской свиты р. Крутогоровой, где он ранее был обнаружен Т. Н. Байковской.

Quercus cf. *pseudolyrata* Lesq.

Табл. I, *4*; рис. 4, *г*

1944. *Quercus* cf. *pseudolyrata* C o n d i t, The Remington Hill Flora, p. 43, pl. 8, fig. 3, 1.

И с с л е д о в а н н ы е о т п е ч а т к и: 6036/38. Сохранилась центральная часть крупнолопастного листа с перистым жилкованием. Длина отпечатка 6.9 см, ширина 5.5 см. Уцелевшая треугольная лопасть в верхней части листа цельнокрайняя, по-видимому округленная в вершине. Главная жилка сильная, прямая. Вторичные жилки тоже сильные, широкорасставленные, смещенные. На левой половине листа нижняя вторичная жилка отходит от главной под углом 75°, следующая выше — под углом 45° и верхняя — под углом 35°. Аналогично расположены две вторичные жилки на правой половине пластинки. При этом жилки верхней пары дуговидно изогнуты, средние — почти прямые, нижняя левая слегка отогнута. Вторичные жилки проходят в лопасти. Между ними от главной жилки отходят параллельно им более тонкие промежуточные жилки, идущие в бухту между лопастями и вильчато разветвляющиеся, не достигая края листа. Третичные жилки тонкие, почти перпендикулярные вторичным, ветвящиеся и анастомозирующие друг с другом.

С р а в н е н и е. Исследованный отпечаток не похож на единственное изображение листа этого рода с Камчатки, описанного А. Н. Криштофовичем из флоры залива Корфа под названием *Quercus atriplicifolia* Krysht. (Криштофович, 1934). Среди ископаемых видов сходный характер жилкования и формы имеет *Q. pseudolyrata* Lesq. из миоплиоценовой флоры Remington Hill (Condit, 1944) в Сев. Америке. Неполнота отпечатка не позволяет, однако, с уверенностью судить о его видовой принадлежности.

Cercidiphyllum crenatum (Unger) Brown

Табл. IV, *1*, *2*; рис. 4, *а—в*

1859. *Grewia crenata*, Heer, Fl. Tertiaria Helvetiae, p. 42, t. CIX, fig. 12, 12b, 12c.

Исследованные отпечатки: 6036/24 с противоотпечатком, 6036/80 с противоотпечатком, 6036/39, 6036/26.

Отпечаток 6036/24 — лист яйцевидной формы с постепенно суженной притупленной верхушкой и широким, слегка сердцевидным основанием, длиной 10 см, шириной 7.1 см, с 7 жилками первого порядка. Ближайшая к главной жилке пара таких же сильных жилок выходит из основания под углом 30° к ней и, круто изгибаясь в нижней трети листа, проходит далее почти параллельно главной жилке к верхушке листа, где соединяется с вторичными ответвлениями от главной жилки. Жилки второй пары несколько тоньше и соединяются у края с дуговидными вторичными ответвлениями от первой пары, которых насчитывается до 6—71. Жилки третьей пары тонкие, короткие, соединяются с наружными дуговидными ответвлениями вышерасположенной пары, образующими удлиненные петли вдоль края листа. Первые сильные вторичные жилки отходят от главной в верхней четверти листа. Третичное жилкование хорошо сохранилось. Край листа в основании цельный, выше везде поврежден. На отп. 6036/26 лист длиной 4.7 см, шириной 2.7 см, имеет продолговато-яйцевидную форму с постепенно суживающейся верхушкой и округлым, очень слабо сердцевидным основанием. Жилок первого порядка три, боковые из них проходят почти параллельно главной в верхнюю треть листа, где они соединяются с первыми дуговидными вторичными ответвлениями от главной жилки. Вторичные жилки образуют ряд удлиненных, уменьшающихся вверх петель вдоль края листа. Край основания цельный, выше зубчатый. Зубцы мелкие, тупые. На отп. 6036/39 сохранилось сердцевидное основание крупного листа с девятью жилками первого порядка. Детали вторичного жилкования четко видны на отп. 6036/28 (рис. 4, *в*).

От типа вида рассмотренные отпечатки отличаются главным образом менее глубокосердцевидным основанием.

Распространение. *Cercidiphyllum crenatum* в пределах Евразии и Северо-Американского материка известен в олигоцене, миоцене и плиоцене. Танаи (Tanai, 1961) сообщает, что в Японии этот вид обычен для всех миоценовых флор, включая верхний миоцен. Он отмечает, что листья *Cercidiphyllum crenatum* изменчивы по размеру и форме, как и листья современного *C. japonicum* S. et Z., но сохраняют при этом специфическое жилкование и зубчатость. На западе Сев. Америки наиболее молодые находки *C. crenatum* известны из отложений, датируемых поздним верхним миоценом, возможно, даже ранним нижним плиоценом (формация Ellensburg, Smiley, 1963). На Камчатке, по нашим данным, он присутствует в медвежкинской свите залива Корфа, в березовской свите р. Кававли в Срединном хребте, в кавранской серии р. Крутогоровой.

Acer cf. *grahamensis* Knowlton et Cockerell

Табл. IV, *7*; рис. 4, *е*, *ж*

1934. *Acer grahamensis* Криштофович, Третичная флора зал. Корфа, стр. 4[illegible], табл. VI, фиг. 5.

Исследованные отпечатки: 6036/30, 6036/49. Отп. 6036,30 — отпечаток крупной крылатки клена без орешка. Длина крыла 5.9 см, ширина 2.0 см. Спинка крыла почти прямая, брюшная линия не сохранилась, но, судя по характеру жилкования, она несколько скошена к основанию, верхушка широко-округлая. Длина крылатки на отп. 6036/49 — 6.1 см (без орешка). Подобную по размеру и форме крылатку клена из флоры залива Корфа (медвежкинская свита) А. Н. Криштофович (1934) отождествил с аляскинским палеогеновым видом *Acer grahamensis* Knowlt. et Cockerell. Однако изображенный О. Геером тип этого вида (Heer, Fl. foss. Alaskana p. 37, t. IX, fig. 8,9) в отличие от корфского отпечатка имеет сильно суживающееся к верхушке крыло. От пирожниковских отпечатков корфский отличается почти параллельными краями крыла и его несколько большим размером. Сходные по размеру крылатки кленов в Японии встречаются в среднем миоцене юго-западного Хоккайдо и северо-восточного Хонсю, это *A. megasamarum* Tanai et Suzuki (Tanai, 1961). В миоцене и плиоцене Сев. Америки распространены крупноплодные клены, принимаемые за ископаемые аналоги современного *A. macrophyllum* Pursh. (Knowlton, 1902; Axelrod, 1956). Отпечатки крылаток с р. Пирожниковой не являются полностью идентичными ни одному из ископаемых видов. Поэтому в дальнейшем необходимо собрать материал лучшей сохранности, чтобы установить их видовую принадлежность. До тех пор для крупных крылаток на Камчатке целесообразно сохранить название, принятое А. Н. Криштофовичем.









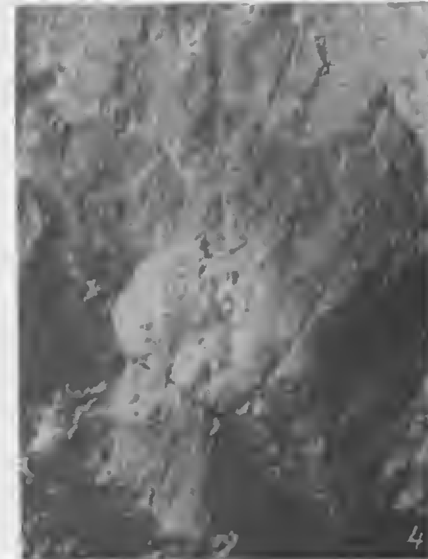


Таблица I.

1—3 — *Fagus antipovii* Heer (*1* — отп. 6036/2 нат. вел.; *2* — отп. 6036/3, увел. 1.1; *3* — отп. 6036/20, увел. 1.1); *4* — *Quercus* cf. *pseudolyrata* Lesq., отп. 6036/38, нат. вел.; *5* — *Pinus* sp., отп. 6036/72, увел. 1.7.



Таблица II.

1—6 — ***Fagus antipovii*** **Heer**, нат. вел. (*1* — отп. 6036/1; *2* — отп. 6036/4; *3* — отп. 6036/61; *4* — отп. 6036/2а; *5* — отп. 6036/13; *6* — отп. 6036/16).

Таблица III.

1—6 — ***Fagus antipovii*** **Heer** (*1* — отп. 6036/50, нат. вел.; *2* — отп. 6036/2, увел. 4.5; *3* — отп. 6036/50, увел. 4; *4* — отп. 6036/2, увел. 4.5; *5* — отп. 6036/50, увел. 4.5; *6* — отп. 6036/19, увел. 5).

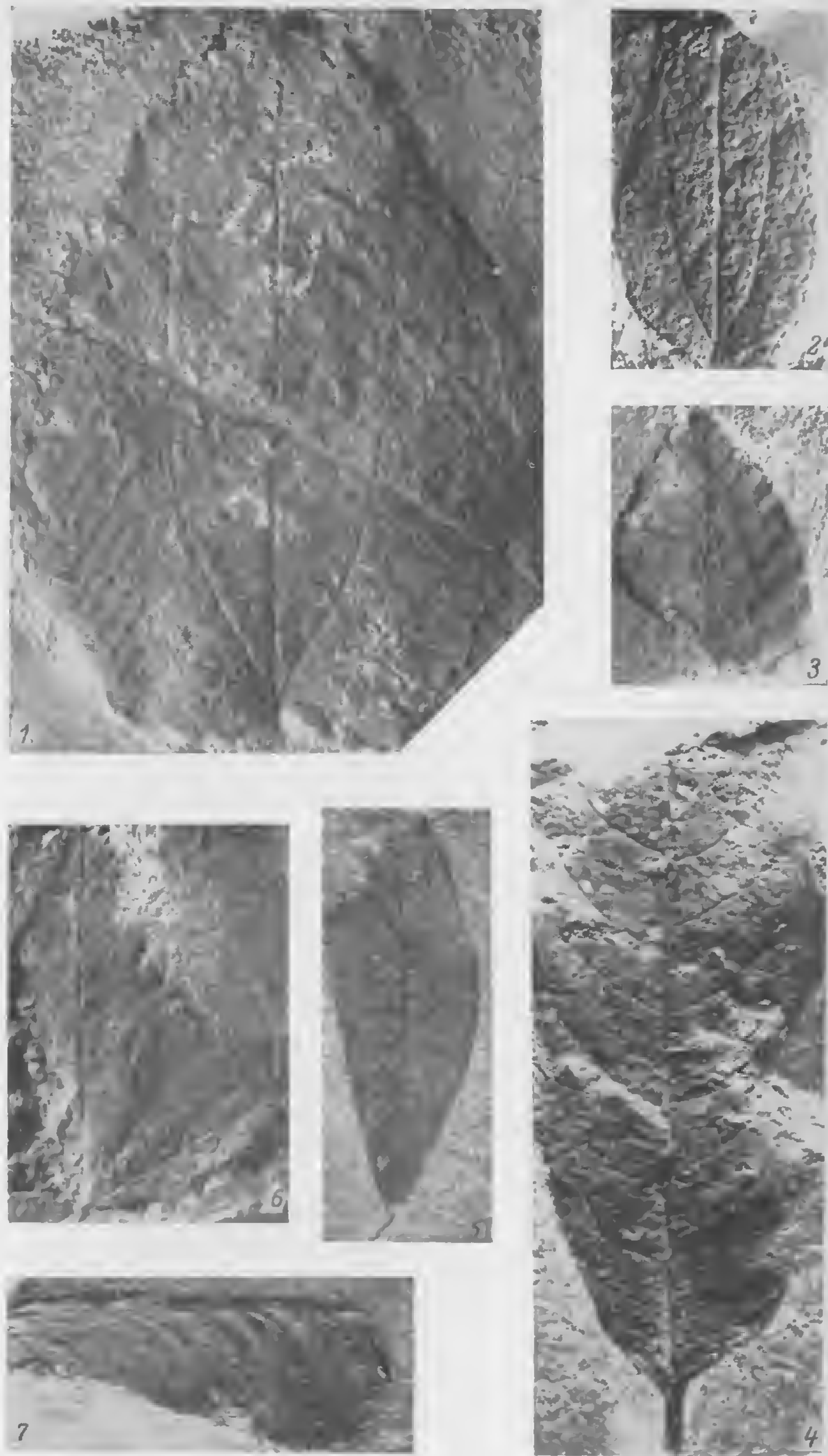


Таблица IV.

1—2 — *Cercidiphyllum crenatum* (Ung.) Brown. (*1* — отп. 6036/24, нат. вел.; *2* — отп. 6036/26, увел. 1.05); *3* — *Fagus antipovii* Heer, отп. 6036/23, увел. 0.9; *4* — *Phyllites* sp., отп. 6036/79, увел. 1.1; *5* — *Salix* sp., отп. 6036/48, увел. 1.2; *6* — *Acer monoides* Shap., отп. 6036/32, нат. вел., *7* — *Acer* cf. *grahamensis* Knowlt. et Cockerell, отп. 6036/30, увел. 0.9.

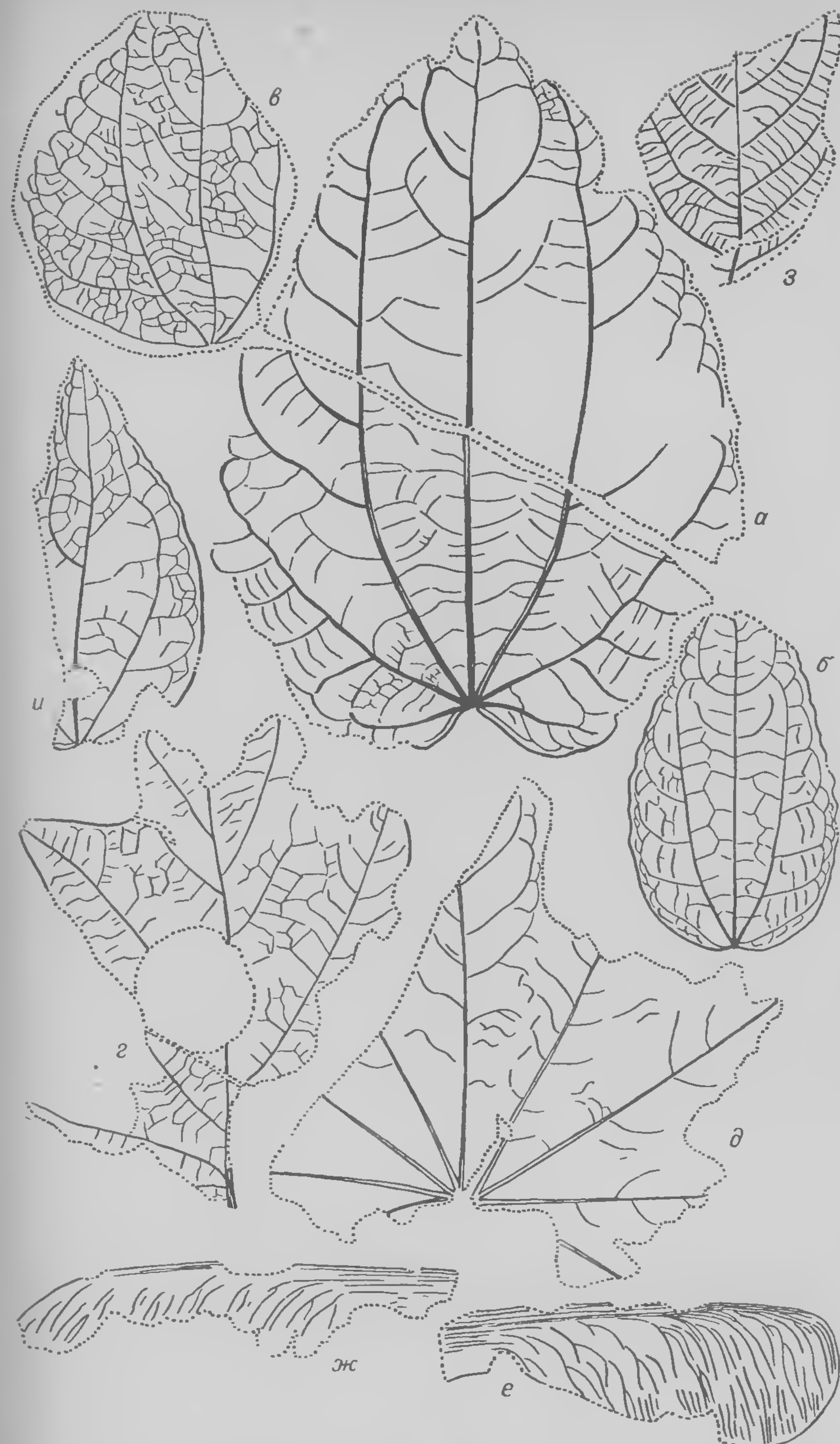


Рис. 4. Прорисовки отпечатков листьев *Cercidiphyllum* и других ископаемых

а—в — *Cercidiphyllum crenatum* (Ung.) Brown. (*а* — отп. 6036/24, нат. вел., *б* — отп. 6036/26, увел. 1.05; *в* — отп. 6036/28, нат. вел.); *г* — *Quercus* cf. *pseudolyrata* Lesq., отп. 6036/38, нат. вел.; *д* — *Acer monoides* Shap., отп. 6036/42, нат. вел.; *е—ж* — *Acer* cf. *grahamensis* Knowlt. et Cocker. (*е* — отп. 6036/30, увел. 0.9; *ж* — отп. 6036/49в, нат. вел.); *з* — *Phyllites* cf. *Juglans* sp., отп. 6036/26а, нат. вел.; *и* — *Phyllites* sp., отп. 6036/36, нат. вел.

Acer monoides Shap.

Табл. IV, *6*; рис. 4, *д*

1956. *Acer monoides*, Шапаренко, Флора г. Ашутас, стр. 135, рис. 62—64, табл. LI, фиг. 1; табл. LII, фиг. 3.
1961. *Acer subpictum*, Tanai, Neogene floral change in Japan, p. 365, pl. 28, fig. 2.
1963. Huzioka, The Utto flora, p. 209, pl. 37, fig. 1.

Исследованные отпечатки: 6036/42 с противоотпечатком, 6036/32, 6036/79а, 6036/37. Отп. 6036/42 — центральная часть листа клена среднего размера. Длина сохранившегося фрагмента 5.4 см, ширина 6.3 см. Базальные жилки в числе 7, лучеобразно расходятся от основания, от нижних из них почти у самого основания отходят вниз дополнительные прямые жилки. По-видимому, лист семилопастный (по числу лучей) или девятилопастный с нижними зачаточными лопастями. Углы между лучами близки к 30°. Основание, по-видимому, сердцевидное, так как угол отклонения нижней дополнительной жилки от центральной — 115°. Вторичное жилкование и край сохранились плохо. Отп. 6036/32 — средняя часть аналогичного листа несколько меньших размеров, с сохранившейся центральной лопастью. На этом отпечатке отсутствуют нижняя часть листа и дополнительные нижние лучи. По-видимому, лист семилопастный. Длина фрагмента 5.5 см, ширина 4.0 см. Центральная лопасть узкая, острая, край листа не сохранился, однако петлевидное соединение вторичных жилок вдоль края позволяет предполагать, что лопасть цельнокрайняя. Отп. 6036/79а — сильно деформированный (с подвернутыми краями и разорванный) лист такого же типа, но более крупный. Отп. 6036/37 — отдельная лопасть клена с цельным краем, перистым брохидодромным жилкованием, с оттянутой в длинный кончик верхушкой.

Сравнение. Рассмотренные отпечатки наиболее сходны с изображениями *Acer monoides* Shap. из Ашутаса (стр. 135, рис. 62—64), а также с некоторыми семилопастными листьями, относимыми к *A. subpictum* из среднемиоценовых отложений Японии (Tanai, 1961; Huzioka, 1963, l. c.).

К. К. Шапаренко и Т. Н. Байковская (Криштофович и др., 1956) отмечают морфологическое сходство ашутасских *A. monoides* с современным восточноазиатским видом *A. mono* Maxim. С другой стороны, Танаи (Tanai, 1961) указывает на большое сходство листьев японского ископаемого вида *A. subpictum* также с листьями *A. mono*. Представляется более правильным отождествлять исследованный материал с *A. monoides*. Вероятно, к этому виду следует относить и японские отпечатки, имеющие сходство с *A. mono*.

Распространение. *Acer monoides*, описанный из верхнего олигоцена Казахстана, широко распространен в неогеновых отложениях Восточной Азии. На Сахалине он известен из среднего и верхнего миоцена, в Японии — в отложениях от нижнего миоцена до верхнего плиоцена. На Камчатке присутствует в медвежкинской свите залива Корфа и в березовской свите р. Кававли. Наиболее вероятно, что отпечаток верхней части крупного листа клена, описанный А. Н. Криштофовичем из низов корфской континентальной толщи под названием *Acer* cf. *osmontii* Knowlt., принадлежит к *A. monoides* Shap. f. *dentatum* Baik., весьма часто встречаемому в этих слоях.

Phyllites cf. *Juglans* sp.

Рис. 4, *з*

Исследованные отпечатки: 6036/26а с противоотпечатком. Средняя часть продолговатого листа с перистым жилкованием. Вторичные жилки дуговидные, круто и высоко поднимаются вверх, постепенно сближаясь вдоль края, соединены частыми вдавленными третичными анастомозами, слабо изогнутыми и почти перпендикулярными вторичным. Между вторичными жилками от главной отходят по одной-две коротких промежуточных. Сходное жилкование имеют листья *Juglans* из родства *J. nigella* Heer. Однако фрагментарность отпечатка затрудняет его определение даже до рода.

Phyllites sp.

Табл. IV. 4; рис. 3, *з*

Исследованные отпечатки: 6036/79. Нижняя часть продолговатого листа с клиновидным основанием, с сильной главной жилкой, переходящей в толстый черешок. Длина сохранившейся части листа 8.8 см, ширина 4.2 см. Край цельный, неровный, слабоволнистый, вторичные жилки дуговидные, отходят от главной под углом 70° в основании и 60° в средней части пластинки, вблизи края более круто поднимаются вверх и петлевидно соединяются с жилками следующей пары. Расположение жилок супротивное и очередное. В промежутках между вторичными жилками, от главной параллельно им или под более открытым углом отходят такие же сильные и более тонкие вставочные жилки в числе 2—4. В нижней части листа они почти достигают края, выше проходят не далее как на 2/3 ширины пластинки. Третичные жилки тонкие, изогнутые или почти прямые, соединяют вторичные, анастомозируют друг с другом и вставочными жилками.

Сравнение. Этот отпечаток имеет некоторое сходство с листьями *Salix samylinae* Iljinsk. et Pneva во флоре Мамонтовой горы (материалы Г. П. Вчерашней), но отличается от них бо́льшим количеством и большей длиной промежуточных жилок, в нижней части листа почти перпендикулярных главной жилке. В этом отношении он напоминает листья *Sapindus*, однако последние имеют иное расположение вторичных жилок, плавно соединяющихся друг с другом у края, и несколько иную форму пластинки. Систематическое положение описанного отпечатка не вполне ясно.

Phyllites sp.

Рис. 4, *и*

Исследованные отпечатки: 6036/36. Плохо сохранившийся отпечаток правой половины цельнокрайнего листа яйцевидной формы с округлым основанием и постепенно вытянутой верхушкой. Длина отпечатка 5.5 см, ширина 2.5 см. Три базальные жилки выходят из основания, угол между средней и боковой 30°. Средняя жилка идет в верхушку, базальная, быстро истончаясь, в верхней трети листовой пластинки соединяется петлевидно с вторичными ответвлениями от средней жилки и проходит в верхушку. Из основания выходит еще одна пара базальных жилок, очень коротких, поднимающихся почти параллельно краю и соединяющихся с наружными ответвлениями от внутренней базальной пары, которая образует петли вдоль края листа, внизу крупные, выше постепенно уменьшающиеся. Третичные жилки отходят от вторичных под прямым углом и, разветвляясь, образуют крупноячеистую тонкую сеточку.

Сравнение. По форме и жилкованию этот отпечаток напоминает изображения *Mallotus protojaponicus* Miki из плиоцена Японии (Lignite Beds в Inzyo и других месторождениях; Miki, 1941, p. 280, fig. 16). Не исключено также, что этот отпечаток принадлежит *Cercidiphyllum crenatum* (Ung.) Brown, листья которого обладают значительной индивидуальной изменчивостью. Сходное жилкование имеют и некоторые виды *Clematis*, особенно их цельнокрайние листья, которые могут быть цельными или нести одну боковую лопасть или крупный зубец. Неполнота данного отпечатка не позволяет уверенно судить о его родовой принадлежности.

Коллекция ископаемой флоры с р. Пирожниковой хранится в лаборатории относительного возраста Института вулканологии СО АН СССР в г. Петропавловске-Камчатском под № 6036.

В заключение автор выражает глубокую признательность И. А. Ильинской, сделавшей много ценных указаний и поправок к данной статье.

ЛИТЕРАТУРА

Буданцев Л. Ю. (1959). Олигоценовая флора Северного Приаралья. Пробл. бот., 1. — Вчерашняя Г. П. (1966). Флора Мамонтовой горы. Автореф. канд. дисс. Л. — Горбунов М. Г. (1962). Описание третичных растений Западной Сибири. Тр. СНИИГИМС, 22. — Криштофович А. Н. (1934). Третичная флора залива Корфа на Камчатке. Тр. ДВ ФАН СССР, 62. — Криштофович А. Н. и др. (1956). Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII, 1. — Фотьянова Л. И. (1964). Верхнемиоценовая флора западного побережья Сахалина. Бот. журн., 5. — Фотьянова Л. И. (1964). Миоценовая флора западного побережья Сахалина. Автореф. канд. дисс. МГУ. — Axelrod D. (1956). Mio-Pliocene floras from West-Central Nevada. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., 33 : 1—322. — Condit C. (1944). Pliocene Floras of California and Oregon. Carnegie Inst. Publ., 533. — Heer O. (1858) in: Abich H. Beirträge zur Paläontologie des Asiatischen Russlands. Mem. Acad. Sc. de St. Petersb., ser. IV, IX, 1. Sc. math. et phys., V, VII. — Heer O. (1871). Flora fossilis Alaskana. Fl. foss. arctica, II, 2. — Heer O. (1877). Flora Tertiaria Helvetiae. — Heer O. (1878).

Miocene Pflanzen von Sachalin. Fl. foss. arctica, V. — Huzioka K. (1963). The Utto flora. Northern Honshu. Inst. of Mining. Geology, Mining College, Akita University, NO 133. — Knowlton F. (1902). Fossill Flora of the John Day Basin, Oregon. U. S. Geol. Surv. Bull. 204. — Miki S. (1941). The clay of lignite beds flora in Japan with special reference to the *Pinus Trifolia* beds in Central Hondo. On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary Period. Jap. Journ. Bot., 11 : 237—303. — Smiley Ch. (1963). The Ellensburg flora of Washington. Univ. Calif. Publ., Geol. ser., 35,3 : 159—276. — Tanai T. (1961). Neogene floral change in Japan. — Tanai T. (1963). Miocene floras of Southwestern Hokkaido, Japan. Tertiary Floras of Japan.

Институт вулканологии
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
г. Петропавловск-Комчатский.

(Получено 3 II 1967).

SUMMARY

In the estuary of the river Levaya Pirozhnikovaya (Kamchatka) the fossil plant remains were collected for the first time. Among the imprints of leaves *Pinus?* sp., *Populus* sp., *Salix* sp., *Fagus antipovii* Heer, *Quercus* cf. *pseudolyrata* Lesq., *Cercidiphyllum crenatum* (Ung.) Brown, *Acer monoides* Shap. were established. The alata of *Acer* cf. *grahamensis* Knowlt. et Cocker. were preserved. The reprints of leaves are mainly represented by those of *Fagus antipovii*. The species of this flora belong to broad-leaved deciduous forest of the Turgaian type. It is quite probable that the flora studied is of the same age as the flora of the Upper Duian suite of the Sakhalin Island.

УДК 582 : 582.738

Г. П. Яковлев

РОД *CAMOENSIA* BENTH. И ПОЛОЖЕНИЕ ЕГО В СИСТЕМЕ *FABALES*

С 7 рисунками

G. P. YAKOVLEV. THE GENUS *CAMOENSIA* BENTH. AND ITS POSITION IN THE SYSTEM OF *FABALES*

Триба *Sophoreae* представляет значительный интерес для систематики в силу ее сравнительно малой изученности и промежуточного положения в системе порядка *Fabales*. Роды, к ней относимые (46 родов), по большей части не были еще критически пересмотрены, тогда как своеобразие их морфологии позволяет надеяться на весьма интересные находки, важные для познания системы бобовых в целом.

Установленная Шпренгелем (Sprengel, 1818) триба первоначально объединяла роды бобовых, имеющие мотыльковое строение венчика и свободные тычинки. Помимо доныне сохранившихся в ее составе родов *Ormosia* Jacq., *Edwardsia* Salisb. и *Sophora* L., Шпренгель включал в трибу таксоны, впоследствии помещенные в другие группы бобовых (*Cercis* L., *Anagyris* L., *Thermopsis* R. Br. и др.).

Первая ревизия *Sophoreae* была сделана Бентамом в 1838 г., который на основании различий в типах листа выделил часть родов в особую трибу *Podalyriae*. Спустя почти тринадцать лет Бентамом и Гукером (Bentham et Hooker, 1865) была опубликована последняя оригинальная обработка группы и установлен ее объем, который принят и до настоящего времени. В основу систематики трибы Бентам в отличие от Шпренгеля (Sprengel, 1818) и Де Кандоля (De Candolle, 1825) положил не мотыльковый тип венчика, а положение его верхнего лепестка. Принятие нового принципа привело к существенному изменению объема трибы, так как оказалось необходимым включить в нее многие таксоны с почти правильным венчиком, ранее помещавшиеся среди цезальпиниевых. Всего, по Бентаму, триба включала 31 род, и из них треть таксонов имели не мотыльковый венчик.

Несмотря на заметную гетерогенность трибы в объеме, принятом Бентамом, предложенная им система группы легла в основу многих опубликованных позднее схем. Байон (Baillon, 1879 г.), Тауберт (P. Taubert), обрабатывавший бобовые для издания Энглера и Прантля «Die natürlichen Pflanzenfamilien» (Engler u. Prantl, 1893), и монограф *Fabales* Каптен (Capitaine, 1912) ничего принципиально не меняли, лишь пополняя трибу вновь описанными таксонами. Только в 1930 г. Н. А. Базилевская (1930) попыталась пересмотреть, главным образом на основе анализа ареалов отдельных родов, некоторые общие принципы построения этого таксона. В частности, ею были выделены внутри *Sophoreae* две подтрибы: *Caesalpiniaeformes* и *Papilionatiformes*; первая из них объединяет роды с немотыльковым типом венчика, вторая же — таксоны, для которых обычен

мотыльковый цветок. Две названные подтрибы (в соответствии с правилами номенклатуры в позднейших изданиях Syllabus'а Бентама и Гукера для них приняты названия *Cadiinae* и *Sophorinae*), а также недавно установленная Буркартом (Burkart, 1952) подтриба *Adesminae* с единственным родом *Adesmia*, включавшимся раньше в трибу *Hedysareae*, и составили основу макросистемы *Sophoreae* в последнем издании Syllabus'а и отчасти в новейшей публикации Хатчинсона (Hutchinson, 1964).



Рис. 1. Цветки некоторых бобовых.

1 — *Baikiaea multijuga* Benth.; *2* — *Camoensia brevicalyx* Benth. (верхняя часть цветков удалена); *3* — *C. scandens* (Welw.) Gillett; *4* — *Elizabetha duckii* Huber.

Автор сообщения провел ряд предварительных обследований некоторых представителей трибы и получил достаточное число указаний на ее гетерогенность в современном объеме. Это и послужило поводом для более углубленного изучения отдельных родов и главным образом рода *Camoensia*.[1]

Оба вида рода *Camoensia* были описаны Бентамом (Bentham, 1865). Это довольно мощные деревянистые лианы с тройчатыми листьями. Цветки обычно собраны в осевые кисти, более или менее крупные, значительно превосходят по величине цветки остальных *Sophoreae*. Верхний лепесток венчика в цветках *Camoensia* наружный, как у многих *Fabaceae*, но внутренние лепестки не образуют лодочки, и их пластинка не имеет ушка (рис. 1 и 2).

На основании строения цветка (наружное положение верхнего лепестка и свободные тычинки)[2] Бентам поместил род *Camoensia* в трибу *Sophoreae*, указав, однако, что по габитусу растения напоминают некоторые *Dalbergiae*, а по листьям сходны с родами триб *Podalyriae* или *Genisteae*.

Наши наблюдения, данные которых приведены в табл. 1, показывают, что сближение рода *Camoensia* с трибой *Sophoreae* с филогенетической точки зрения не оправдано. Особенно важны очень существенные различия в типе цветоложа и устройстве тычиночного аппарата, чему в систематике бобовых придается исключительное значение. Кроме того, ряд несходств в трудноописываемых, но важных морфологических деталях — в опушении, текстуре венчика и чашечки и в жилковании лепестков — также подтверждают полифилитичность их происхождения.

[1] Основная часть исследования выполнена на материалах гербария и музея Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, часть же материалов была любезно предоставлена в наше распоряжение руководителями гербариев Кью и Британского музея, за что автор весьма им признателен.

[2] Тычинки *C. brevicalyx* срастаются при основании в кольцо 5—7 мм дл., а у *C. scandens* они срастаются даже на 3—4 см.

ТАБЛИЦА 1

Сравнительно-морфологические данные анализа представителей рода *Camoensia* и подтриб *Sophorinae* и *Cadiinae*

<table>
<tr><th rowspan="3">Признак</th><th rowspan="3">Род Camoensia</th><th colspan="2">Триба Sophoreae</th></tr>
<tr><th colspan="2">подтрибы</th></tr>
<tr><th>Cadiinae</th><th>Sophorinae</th></tr>
<tr><td>Габитус</td><td>Деревянистые лианы</td><td>Деревья реже кустарники, травы</td><td>Деревья, кустарники, травы</td></tr>
<tr><td>Тип листа</td><td>Тройчатый</td><td colspan="2">Непарноперистый</td></tr>
<tr><td>Длина цветка (в см)</td><td>3.0—25.0</td><td>0.5—1.2 (2.5)</td><td>0.8—2.5 (5.0)</td></tr>
<tr><td>Тип цветка</td><td colspan="2">Немотыльковый</td><td>Мотыльковый</td></tr>
<tr><td>Лодочка</td><td colspan="2">Отсутствует</td><td>Имеется</td></tr>
<tr><td>Ушко внутренних лепестков</td><td colspan="2">Отсутствует</td><td>Имеется</td></tr>
<tr><td>Тычинки</td><td>Срастающиеся от 1/6 до 1/3 длины нитей</td><td>Свободные</td><td>Свободные, очень редко спаяны при основании</td></tr>
<tr><td>Пыльники</td><td>Экстрорзные</td><td colspan="2">Интрорзные</td></tr>
<tr><td>Цветоложе</td><td>Асимметричное—кубарчатое или трубчатое</td><td>Симметричное</td><td>Вогнутое</td></tr>
</table>

Представители остальных триб *Fabaceae* еще менее сходны с родом *Camoensia*, так как, помимо иного типа цветоложа (вогнутое, симметричное у всего семейства), у них всегда имеется хорошо сформировавшаяся лодочка (исключая род *Amorpha* L.) и внутренние лепестки снабжены особым образованием — ушком, неизвестным у *Camoensia* (рис. 2).

Морфология пыльцевых зерен *Camoensia* подтверждает резкое отличие этого рода от других представителей трибы *Sophoreae*. В частности, как сообщил Д. Б. Архангельский, любезно согласившийся просмотреть пыльцу ряда родов, пыльца *Camoensia* в 3—5 раз крупнее пыльцы остальных *Sophoreae*. Резко отличается также и структура оболочки, имеющая хорошо заметную мэкзину и резко выраженную скульптуру. Палинологические публикации последних лет, содержащие описания и микрофотографии пыльцы бобовых, скорее всего свидетельствуют о родстве *Camoensia* с цезальпиниевыми и главным образом с членами трибы *Amherstiae* (Erdtman, 1952 г.; Vishnu-Mittre a. Sharma, 1962; Smith, 1964).



Рис. 2. Лепестки различных видов бобовых.

1 — *Camoensia scandens* (Welw.) Gillett; *2* — *Berlinia bracteosa* Benth.; *3* — *Brownea ariza* Benth.; *4* — *Sophora tonkinensis* Gagnep. (лепесток лодочки).

Практически между цветками *Camoensia* и цветками представителей семейства мотыльковых существует лишь одно важное внешнее подобие, заключающееся в положении верхнего лепестка венчика, но этот момент, как будет показано ниже, представляет собой результат гомологии развития, а не подлинной филогенетической связи.

В целом для представителей порядка бобовых известно 3 упорядоченных типа строения венчика в почкосложении. Первый тип — клапанный —

свойствен только семейству мимозовых (нами не рассматривается). У цезальпиниевых и мотыльковых лепестки сложены черепитчато, но порядок их чередования различен. Считается, что в цветке цезальпиниевых верхний лепесток относится к внутреннему кругу, тогда как остальные могут занимать различное положение; напротив, у представителей *Fabaceae* верхний лепесток, называемый обычно флагом, наружный и охватывает в почкосложении 4 внутренних. Последние у подавляющего большинства типичных мотыльковых видов образуют характерную фигуру лодочки, а лепестки, соседствующие с флагом, получают название крыльев.

При анализе *Fabaceae* создается впечатление очень высокой степени однотипности мотылькового цветка по сравнению с цветком цезальпиниевых. Практически в семействе известно только два отклонения от описанного типа (не учитывая, конечно, цветки представителей 10—12 родов

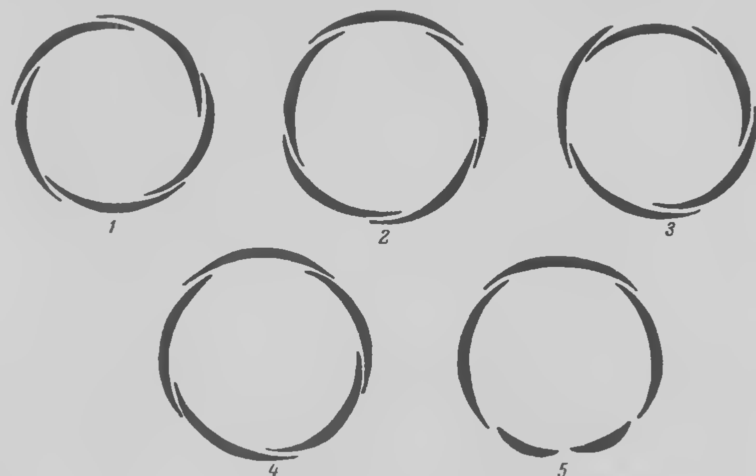


Рис. 3. Диаграммы венчика в почкосложении.

1—3 — модификации почкосложения венчика *Cadia purpurea* Forsk.; 4 — *C. scandens* (Welw.) Gillett; 5 — *Oligostemon pictus* Benth.

подтрибы *Cadiinae*, принадлежность которых к *Fabaceae*, как это будет показано ниже, сомнительна); во-первых, явное отклонение представляет цветок рода *Amorpha* с его редуцированными внутренними лепестками, во-вторых, существует несколько видов мотылькового рода *Ormosia*, цветки которых не имеют четко заметной фигуры лодочки.

Иное положение наблюдается в цветках цезальпиниевых. Они менее специализированы, и положение отдельных частей венчика, в целом для семейства, не фиксировано столь строго, как у мотыльковых (рис. 3). Более или менее устойчиво сохраняется лишь внутреннее положение верхнего лепестка, но и в этом случае возможны отклонения (рис. 3).

В составе некоторых исследованных нами родов семейства — *Oligostemon* Benth., *Dicorynia* Benth., *Labichea* Gaud. и др. — удалось обнаружить виды, в цветках которых, совсем как в цветках мотыльковых, флагообразный лепесток охватывает в почкосложении четыре остальных. Среди цветков тропического бобового *Tamarindus indica* L. (триба *Amherstiae*) одновременно встречаются два типа: с наружным и внутренним лепестком. Более того, в весьма своеобразном роде *Cadia*, относимом разными авторами то к *Caesalpiniaceae*, то к *Fabaceae* (De Candolle, 1825; Baillon, 1870; Engler u. Prantl, 1893; Bally, 1949), обнаруживаются цветки (у *C. purpurea*) трех типов: цезальпиниевого, мотылькового и розоцветного (рис. 3).

Приведенные факты показывают, с одной стороны, что нет оснований придавать наружному положению верхнего лепестка решающее значение в определении систематического положения групп с переходной морфологией цветка, с другой стороны, следует допустить, что элементы

наиболее специализированной мотыльковой структуры венчика могут в процессе эволюции возникать в других, не мотыльковых линиях порядка *Fabales*.

Вероятнее всего, что именно такой случай особой специализации структуры венчика имеет место у *Camoensia*, которую правильнее поэтому относить не к *Fabaceae*, а к *Caesalpiniaceae*.

Еще Бентам (Bentham, 1865) указывал, что цветки *C. scandens* (Welw.) Gillett (в его работе — *C. maxima* Benth.) очень сходны с цветками *Baikiaea insignis* Benth. (триба *Amherstiae*). Тогда он не придал этому сходству решающего значения. Между тем наши наблюдения показывают, что вышесказанное предположение в известной степени справедливо. Сравнительно-морфологические данные, приведенные в табл. 2, и изображения на рис. 1 и 2 позволяют судить о высокой степени сходства между видами *Camoensia* и представителями трибы *Amherstiae*. Особенно важно отметить сходство в строении цветоложа и одноплановый характер его эволюции.

ТАБЛИЦА 2

Сравнительно-морфологические данные анализа представителей рода *Camoensia* Benth. и триб *Amherstiae* и *Bauhiniae*

Признак	Род *Camoensia*	Триба *Amherstiae* (без *Cynometreae*)	Триба *Bauhiniae*
Габитус	Деревянистые лианы	Деревья, кустарники, лианы	Деревья, кустарники, лианы
Длина цветка (в см)	3.0—25.0	1.5—15.0	0.5—15.0
Цветоложе	Косокубарчатое, трубчатое	Кубарчатое, косокубарчатое, кувшинчатое, трубчатое	Вогнутое, кубарчатое, трубчатое
Место прикрепления завязи	При основании или близ середины задней стенки ложа	При основании, близ середины или на краю задней стенки ложа	При основании или на краю передней стенки ложа
Тычинки	Срастающиеся на $\frac{1}{6}$—$\frac{1}{3}$ длины нитей	Срастающиеся от $\frac{1}{10}$ до $\frac{2}{3}$ длины нитей, реже свободные	Обычно свободные
Число тычинок	10—11	Чаще 10, редко 9, 8, 5 или 4	Чаще от 1 до 5, реже 10
Пыльники	Экстрорзные	Экстрорзные, редко интрорзные	Интрорзные, реже экстрорзные
Зародыш семени	Заполняющий		Чаще лопатовидный

Судя по замечанию Байона (Baillon, 1870), наименее продвинутым в рассматриваемой группе является кубаревидное или косокубаревидное цветоложе родов *Baikiaea* Benth., *Eperua* DC. и т. п. Более продвинутыми типами цветоложа должны считаться кувшинчатые и трубчатые формы. Последние образуют непрерывный ряд форм у видов *Macrolobium* Schreb., *Tamarindus* L., *Brownea* DC., *Amherstia* Wall.

Аналогичная картина наблюдается в роде *Camoensia*. Более продвинутый вид *C. scandens* (у него двугубая чашечка, опадающие прицветники) имеет узкотрубчатое цветоложе с асимметрично прикрепленной к задней стенке завязью. Цветоложе менее продвинутого второго вида *C. brevicalyx* косокубаревидное, причем завязь прикрепляется почти симметрично (рис. 1).

Следует заметить, что в целом для *Caesalpiniaceae* описанный тип эволюции цветоложа довольно обычен, и это лишний раз подтверждает справедливость предположения о цезальпиноидном происхождении рода *Camoensia*. Трубчатое цветоложе, например, известно для многих таксо-

нов трибы *Bauhiniae* (имеется в виду ряд родов, считавшихся раньше секциями гигантского рода *Bauhinia* L., но у последних завязь всегда прикрепляется не к задней, а к передней стенке). Это устойчивое различие уже само по себе существенно и подтверждается данными сравнительно-палинологического анализа.

Помимо указанного сходства в строении цветоложа, необходимо отметить однотипность устройства тычиночного аппарата. В частности, тычинки менее специализированного вида *C. brevicalyx* спаяны лишь при основании, как это имеет место у родов *Pahudia* Miq. и *Afzelia* Sm. Напротив, в продвинутом цветке *C. scandens* нити срастаются в довольно длинную

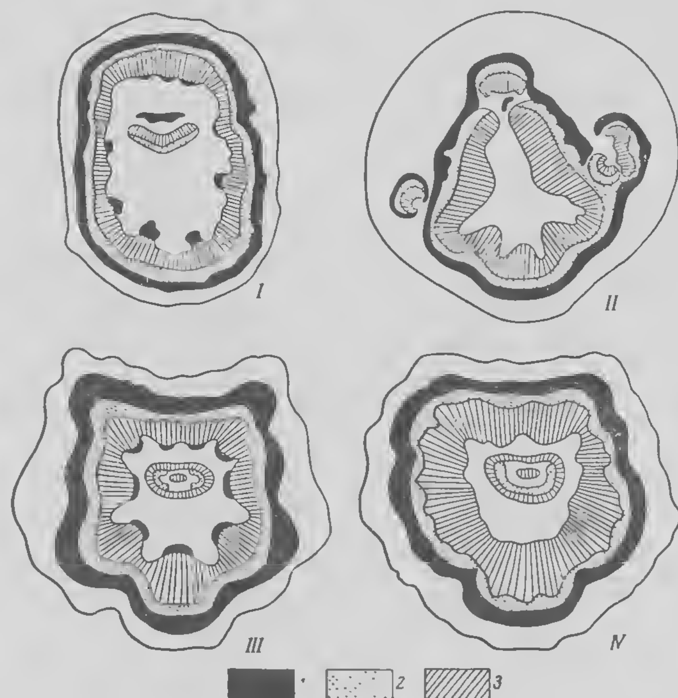


Рис. 4. Схемы строения черешков некоторых бобовых (сечение через дистальный конец).

I — *Saraca indica* L.; *II* — *Brownea coccinea* Jacq.; *III* — *Camoensia scandens* (Welw.) Gillett; *IV* — *C. brevicalyx* Benth. *1* — механическая ткань; *2* — флоэма; *3* — ксилема.

(1/3 длины) трубку, детально сходную с таковой у родов *Elizabetha*, *Brownea* и *Amherstia* (рис. 1).

Некоторые анатомические картины также указывают на близость *Camoensia* к трибе *Amherstiae*. Следует отметить прежде всего тип строения черешка, изученный у обоих видов *Camoensia* в сравнении с наблюдаемыми картинами у ряда родов трибы. Последние, согласно рисункам, приводимым в сводке Меткафа и Чока (Metcalfe a. Chalk, 1950), обычно характеризуются либо сплошным кольцом ксилемы, либо ксилемой, распадающейся на ряд отдельных сосудистых тяжей, причем против выемки желоба всегда располагаются один или два таких тяжа.

Внутри пучка часто заметен дополнительный проводящий пучок, по-видимому генетически связанный с основной системой. Подобный внутренний пучок, насколько можно судить по данным упомянутой работы Меткафа и Чока и много работавшего в области анатомии черешков Н. А. Анели (1953), свойствен прежде всего представителям сем. *Caesalpiniaceae* и *Mimosaceae* и неизвестен у *Fabaceae*. Напротив, у большинства представителей *Fabaceae* нет дополнительного пучка и кольцо ксилемы часто прервано против выемки желоба.

Как видно из приводимых нами схем поперечных срезов черешков (через дистальный конец) обоих видов *Camoensia*, у них имеется (рис. 4) такой внутренний пучок и это, на наш взгляд, является дополнительным подтверждением близости *Camoensia* к *Caesalpiniaceae*.

Весьма существенным подтверждением близкого родства *Camoensia* и трибы *Amherstiae* следует считать наличие в различных частях черешка крупных каменистых клеток, известных до сих пор только в черешке представителей рода *Brownea* (рис. 6).

Строение листа было исследовано менее подробно, чем устройство черешка, но следует указать, что парацитный тип устьиц (классификация устьиц по Штромберг, 1956), характерный для представителей рода, обычен и для членов *Amherstiae*, как, впрочем, и для большинства *Caesalpiniaceae*.

При разграничении родов бобовых специалисты XIX в. придавали большое значение типу зародыша и особенностям семян. Бентам, например, указывал общую морфологию зародыша почти для всех описанных им родов и даже для многих видов, но еще раньше Бронн в диссертации (цит. по: De Candolle, 1825) даже называл *Fabaceae* — *Currembryae*, а *Caesalpiniaceae* и *Mimosaceae* — *Rectembriae* в соответствии с типом их зародыша.



Рис. 5. Схема строения семени *Camoensia maxima* (Welw.) Gillett.

1 — фуникулюс; *2* — микропиле; *3* — корешок; *4* — семядоля; *5* — проводящий пучок; *6* — халаза.

В начале XX в. типом зародыша интересовались меньше, но сейчас семенные структуры вновь стали привлекать внимание целого ряда крупных исследователей. В 1946 г. Мартин (Martin, 1946) опубликовал большую сводку, в которой с помощью очень простых контурных обозначений изобразил типы зародышей значительного количества видов почти 100 семейств. Судя по этим данным, для представителей этой группы обычны 3 зародышевых типа: лопатовидный, заполняющий и согнутый (перевод терминов по И. В. Грушвицкому, 1961). Позднее Корнер (Corner, 1951) посвятил строению семени бобовых отдельную работу. Оказалось, что для каждого семейства, а подчас и трибы обычен настолько определенный комплекс морфо-анатомических признаков, что можно составить ключ для определения некоторых групп. Приводим ключ, составленный Корнером (Corner, 1951), несколько дополнив его на основании своих личных наблюдений.

Ключ для определения семян *Fabales*

1. Рубчик с кольцевым ариллюсом, семена главным образом безбелковые, с коротким фуникулюсом (семяножка), зародыш лопатовидный или лопатовидно изогнутый, шов короче «противошва» (antiraphae) . . . . .сем. *Fabaceae*.
+ Рубчик не имеет кольцевого ариллюса, зародыш лопатовидный или чаще заполняющий, семена часто с обильным эндоспермом, шов равен или длиннее противошва . . . . .2.
2. Рубчик удлиненный, с поверхностной хрящеватой складкой из каменистых клеток и с одним широким рекуррентным пучком; зародыш заполняющий, корешок очень короткий, прямой . . . . .род *Swartizia*.
+ Рубчик иного строения . . . . .3.
3. Рубчик более или менее в виде полумесяца при одно- или двулопастном ариллюсе; шов обычно длиннее, чем противошов, и постхалазальный пучок отсутствует . . . . .род *Bauhinia*.
+ Рубчик круглый или продолговатый, обычно маленький, шов равен противошву; постхалазальный пучок имеется . . . . .4.
4. Рубчик точечный, овальный или продолговато-линейный, без палисадной ткани, фуникулюс короткий и толстый, прикрывающий ариллюс . . . . трибы *Amherstiae* и *Cynometreae*.

+ Рубчик почти округлый, маленький, прикрытый палисадной тканью; фуникулюс часто длинный . . . . 5.
5. Плеврограмма имеется . . . . 6.
+ Плеврограмма отсутствует . . . . сем. *Caesalpiniaceae* и *Mimosaceae*.
6. Семена безбелко́вые, плеврограмма в виде тонкого желобка, открытого к рубчику . . . . сем. *Mimosaceae*.
+ Семена с эндоспермом, плеврограмма полная . . . . род *Cassia*.

Мы смогли познакомиться со строением семени *C. scandens*; на рис. 5 приведено несколько схематизированное его изображение в сечении по плоскости семядоль. Семя довольно крупное, 1.6—1.8 см дл. 1.0—1.1 см шир., уплощенное, с коротким толстым, несколько асимметрично отходящим фуникулюсом; рубчик маленький, почти линейно продолговатый, не прикрытый палисадной тканью, шов равен или почти равен противошву; зародыш заполняющий, с двумя плоскими листовидными семядолями и коротким корешком. Судя по тому, что шов равен или почти равен противошву, *Camoensia* должна относиться к сем. *Caesalpiniaceae*; об этом же свидетельствует и заполняющий тип зародыша.



Рис. 6. Каменистые клетки в черешке *Camoensia scandens* (Welw.) Gillett.

Частные детали строения хорошо укладываются в тот комплекс особенностей, который свойствен семенам трибы *Amherstiae* (см. ключ). В частности, и у тех и у других маленький линейно-продолговатый рубчик. Фуникулюс семени *C. scandens* (остатки его видны на рисунке) очень сходен даже в деталях с таковым семян родов *Brownea* и *Amherstia*.

Различия между семенами рода *Camoensia* и других триб хорошо выявляются при сравнении вышеприведенной характеристики с данными ключа, и нет необходимости останавливаться на них подробнее.

Вышеизложенные факты свидетельствуют о том, что род *Camoensia* Benth. филогенетически связан с трибой *Amherstiae*. Однако при всей значительности сходства существует несомненно и определенное своеобразие в его эволюции. Главным образом оно проявляется в резкой гетеробатмии (разноступенчатости) признаков, и большом разрыве в степени эволюционной продвинутости видов рода (цветоложе: кубарчатое — трубчатое; тычинки: слегка спаянные — сильно сросшиеся; чашечка: слегка асимметричная — двугубая, и т. д.).

Отдельные особенности вообще получили в роде *Camoensia* исключительное развитие, в частности это относится к структуре венчика, верхний лепесток которого, как уже было сказано, занимает весьма продвинутое наружное положение. Продвинутый тройчатый тип листа, характерный для рода, не встречается у других *Caesalpiniaceae* и также подчеркивает своеобразие эволюции группы.

С другой стороны, у *Camoensia* отмечен относительно малопродвинутый тип пятичленной чашечки, известный лишь для немногих других родов трибы *Amherstiae* (у большинства *Amherstiae* верхние чашелистики срастаются и чашечка кажется четырехзубчатой).

Вероятнее всего, род *Camoensia* довольно рано отчленился от общего ствола трибы и развивался независимо, но параллельно ряду, к которому можно отнести роды *Baikiaea*, *Tamarindus*, *Brownea*, *Berlinia* и некоторые другие. Поэтому мы сочли необходимым выделить его в особую подтрибу *Camoensiinae* (триба *Amherstiae*).

Subtribus *Camoensiinae* Yakovl. subtrib. nov.

Petalum supremum aestivatione externum, folia ternata.

Typus: genus *Camoensia* Benth.

Род *Camoensia* Welw. ex Benth. 1866, Trans. Linn. Soc. Lond., Bot., 25 : 302, nom. conserv.

От других родов *Fabales* отличается следующим комплексом признаков: вьющиеся, деревянистые лианы с тройчатыми листьями, цветки с наружным верхним лепестком, но без выраженной фигуры лодочки, внутренние лепестки не имеют ни горбика, ни ушка.

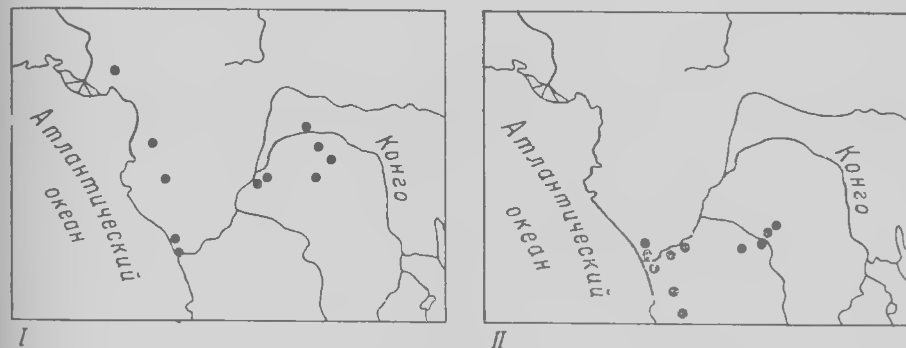


Рис. 7. Ареалы видов рода *Camoensia* Benth.

I — *Camoensia brevicalyx* Benth.; *II* — *C. scandens* (Welw.) Gillett.

Т и п р о д а: *C. scandens* (Welw.) Gillett.

Только два африканских вида.

1. Цветки до 25 см дл., цветоложе 5.0—9.0 см дл., плоды густо. ржаво, мохнато опушенные . . . . 1. *C. scandens* (Welw.) Gillett.
Цветки до 6 см, цветоложе около 1.0 см дл., плоды рассеянно опушенные . . . . 2. *C. brevicalyx* Benth.

1. *C. scandens* (Welw.) Gillett, 1963, Kew Bull. 17, 1 : 166. — *Giganthemum scandens* Welw. 1859. Apont. 14 : 585; E. Baker, 1929, Legumin. Trop. Afr. : 602. — *Camoen-a maxima* Welw. ex Benth. 1865, Trans. Linn. Soc. 25 : 301, tab. 36.

Т и п: Iter Angolense, Golungo Alto, 1000—2400 ped. elev., 6.1.1856, Welwitsch, 50 (Typus — BM, isotypus — COJ);

Angola: Welwitsch, 550 (BM. CON); 1816, Smith. (BM); 1912, Gossweiler, 5446 (COJ, K, BM); 1960, Barbosa et Henriques, 9185 (BM, COJ);

Congo: 1893, Dupuis (K, BR, BM); Donis, 129 (BR); 1934 (BR); 2391 (BM); 1913, Verschuerren, 738 (K, BR, BM); Jans, 162 (BR, BM); Vanderyst, 9457 (BM, BR); 37496 (BR); Chesquire, 752 (R. BR); 1947, Toussaint, 2472 (K, BR); 1953, Wagemans, 572 (BM, BR); Wagemans, 947, 948. 1794 (BR); Devred, 1099, 2767, 3004 (BR); 1952, Flamigni, 1411 (BR); 1944, Germain, 2391 (BR); Reding. 1 (BR); 1896, W. Ewerth (BR); 1919, Goossens, 1237 (BR); Bequaert, 661 (BR); Compere, 459, 929, 1610 (BR); Wellens, 427 (BR); Gabon: H. Lecomte, 61 (P).

Конго, Ангола, Габинда; в культуре известно на о. Тринидад и в Тангапьике.

2. *C. brevicalyx* Benth. 1865, Trans. Linn. Soc. 25 : 302. — *C. laurentii* De Willd. 1905, Miss. Laurent. : 103. — *C. klaineana* Pierre ex E. Baker, 1926, Legumin. Trop. Afr. : 602.

Т и п: West tropical Africa 1842, G. Mann (Typus — BM, isotypus — LE);

Congo: 1946, Jans, 192 (BM, BR); Lebrun, 6775 (K, BR); 1946, Leonard, 585, 689 (BR); Louis, 2053 (BR); 1952, Hombert, 20 (BR); 1957, Thonet, 130 (BR); 1907, Pynaert, 5, 899 (BR) Evrard, 3814 (BR); 1902 (Laurent (BR); 1932, Corbisier-Baland, 1476 (BR);

Gabon: Klaine 43 (BR, P); Le Testu, 7555 (P); Thollon, 1333 (P);

Spanish Guinea (Rio Muni) : 1842, Mann (BM, LE);

S. Nigeria: Keay (K);

Нигерия, Испанская Гвинея (Рио-Муни), Конго, Габон; возможно нахождение в Камеруне.

Ареалы обоих видов рода представлены на рис. 7.

ЛИТЕРАТУРА

Анели Н. А. (1953). Материалы к вопросу об анатомическом родстве древесных бобовых растений. Вестн. Тбил. бот. сада, 61. — Базилевская Н. А. (1930). Критический обзор и систематическое деление трибы *Sophoreae* Spreng. Изв. Гл. бот. сада, 29, 1—2. — Грушвицкий И. В. (1961). Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. Комаровские чтения, 14. — Штромберг А. Я. (1956). К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений. Сб. тр. Тбил. хим.-фарм. инст. — Baillon H. (1870). Histoire des plantes, 2. — Bally P. (1949). *Cadia purpurea*. Flower. plants Africa, 27, 3, 107. — Bentham G. (1865). Description of some New genera and species of tropical *Leguminosae*. Trans. Linn. Soc. London, 25, 1. — Bentham G. et J. Hooker. (1865). Genera plantarum, I. — Burkart A. (1952). Las *Leguminosae* argentinas. — Capitaine L. (1912). Etude analytique et phytogeographique du groupe des Legumenuses. — Corner E. (1951). The leguminous seeds. Phytomorph., 1, 1. — De Candolle A. (1825). Prodromus, 2. — Engler A. u. K. Prantl. (1893). Die natürlichen Pflanzenfamilien, III, 3. — Hutchinson J. (1964). The genera of flowering plants (*Angiospermae*) based principally on the Genera Plantarum. I. — Martin A. (1946). The comparative internal morphology of seeds. Amer. Midl. natural., 36, 513. — Metcalfe C. a. L. Chalk. (1950). Anatomy of the Dicotyledons, 1. — Smith F. (1964). Some pollen grains in the *Caesalpiniaceae* of East Africa. Pollen et Spores, VI, 1. — Sprengel K. (1818). Anleitung zur Kenntniss der Gewächse, 2. — Vishnu-Mittre a. B. D. Sharma. (1962). Studies of Indian Pollen grains. Pollen et Spores, IV, 1.

Ленинградский химико-фармацевтический институт.

(Получено 16 X 1966).

SUMMARY

Some principles of classification of the order *Fabales* into families are discussed.

It is pointed out that some diagnostic characters, such as the position of the upper petal of corolla or the presence or absence of the auricle in the petals, of the carina and the wings, however important by themselves are not decisive for the determination of the position of certain specialized genera in the system of the order. In the studies of such genera, in particular of the genera belonging to the tribe *Sophoreae* (regarded by the author as the representatives of such specialized genera) some characteristic features of the evolution of receptacle, the type of pollen, the structure of seed and anatomical characters should be taken into consideration.

This recommendation of the author is exemplified by the analysis of the morphology of the genus *Camoensia*, hitherto assigned to the tribe *Sophoreae*. According to the author's view, this genus should be assigned, as a special monotypic subtribe, to the tribe *Amherstiae* (*Caesalpiniaceae*).

УДК 581.134

М. Ф. Данилова, Е. Ю. Стамболцян и Е. М. Бармичева

К ВОПРОСУ О ПУТЯХ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ВЕЩЕСТВ ПО ТКАНЯМ КОРНЯ (ДАННЫЕ СУБМИКРОСКОПИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ)

С 4 таблицами рисунков

M. F. DANILOVA, E. U. STAMBOLTZIAN AND E. M. BARMICHEVA. ON THE PROBLEM OF THE WAYS OF TRANSPORT OF SUBSTANCES THROUGH THE ROOT TISSUES (ACCORDING TO THE DATA OF SUBMICROSCOPIC MORPHOLOHY)

В проблеме поступления и передвижения веществ в растительных тканях вопросы о путях и механизмах их транспорта рассматриваются как неразрывно связанные. Такой подход к проблеме требует в свою очередь обязательного сопоставления данных цитологического изучения тканей, участвующих в этом процессе, с данными физиологических и биохимических исследований.

Общим для всех представлений о путях и механизмах транспорта ионов через ткани корня является допущение существования «свободного пространства», т. е. фазы, в которой ионы двигаются пассивно (путем диффузии, массового тока или за счет сил обменной адсорбции), и барьерных слоев, через которые ионы могут пройти лишь с затратой энергии метаболизма (при участии системы ферментов-переносчиков). Соотношение систем активного и пассивного транспорта и локализация физиологических барьеров служат в настоящее время предметом оживленной дискуссии. При этом проблема рассматривается как на клеточном и тканевом, так и на организменном уровне.

Если речь идет о растительной клетке, то оболочку клетки принято относить к «свободному пространству» (Arisz, 1964; Falk и др., 1965, 1966; Pitman, 1965б; Саляев, 1965, 1966, и др.), поскольку ионы проходят через нее неметаболическим путем. Ограничивающие мембраны — плазмалемма и тонопласт, равно как и другие мембранные системы клетки, рассматриваются большей частью как избирательно-проницаемые барьеры. Степень избирательности, как свидетельствуют экспериментальные данные, по-видимому, неодинакова у различных мембран, как неодинаковы и механизмы переноса вещества во внутреннее пространство цитоплазмы через отдельные мембраны. По Фрей-Висслингу и Мюлеталеру (Frey-Wissling a. Mühlethaler, 1965), плазмалемма очень сильно, иногда в миллион раз, замедляет движение веществ, по сравнению со свободной диффузией. Ариц в обзорной работе (Arisz, 1964) также считает незыблемым классическое положение о плазматической мембране как барьере для электролитов, преодоление которого связано с затратой энергии метаболизма. Тем не менее вопрос о характере транспорта ионов через плазмалемму еще далеко не решен. Наряду с накоплением экспериментальных данных в пользу теории активного переноса ионов через плазмалемму (Epstein a. Leggett, 1954; Epstein, 1955, 1956; Kylin a. Hylmö, 1957; Chasson, 1959, цит. по: Mertz a. Levitt, 1961; Epstein и др., 1962; Spanswick

a. Williams, 1964; Elzam a. Epstein, 1965; Bange a. Meijer, 1966. и др.) продолжают накапливаться данные, подтверждающие представление о пассивном транспорте через плазматическую мембрану многих веществ (Lundegårdh, 1960; Pitman, 1963, 1964, 1965а, 1965б; Poole, 1966, и др.).

Одновременно предпринимаются дальнейшие попытки определить объем «свободного пространства» (СП) в клетке и выявить его приуроченность к отдельным структурам. Недавно Д. Б. Вахмистровым (1967а, 1967б) опубликованы новые данные по объему СП в тканях корня ячменя. Сопоставление экспериментально определенного объема СП с объемом клеточных оболочек (по отношению к общему объему корня) привело автора к заключению, что СП целиком локализовано вне симпласта, в клеточных оболочках и межклетниках.

При рассмотрении проблемы транспорта веществ на тканевом уровне приходится иметь в виду не только внутриклеточные, но и межклеточные отношения. При этом характер передвижения веществ в тканях, различным образом дифференцированных, может быть различен, и пограничные слои клеток, разделяющие ткани разного функционального значения, могут оказать решающее влияние на направление транспорта. Каждая из существующих в настоящее время гипотез о поступлении и передвижении питательного раствора через корень по-разному оценивает локализацию и участие тканевых барьерных слоев в поступлении веществ. Согласно одной из этих гипотез «свободное пространство» в корне сведено до минимума, поскольку основной барьер на пути свободного тока ионов располагается непосредственно в эпидермисе (эпиблеме) корня. Таким образом, в соответствии с этим представлением, физиологическим барьером служат цитоплазматические мембраны эпидермальных клеток, и эпидермис в целом является основным поглощающим слоем. Поступающие из наружного раствора вещества, измененные в результате метаболических процессов, происходящих в эпидермисе, передвигаются далее по симпласту в центральный цилиндр.

Основы этого представления были разработаны еще в 1938 г. Крафтсом и Бройером (Crafts a. Broyer, 1938). Оно развивалось далее в трудах многих физиологов (Колосов, 1935, 1939, 1962; Сабинин, 1949; Sandström, 1950; Lundegårdh, 1954; Robertson, 1958; Williams, 1962, и др.). В последнее время новые доказательства в пользу локализации главного физиологического барьера в эпиблеме корня получены, в частности, Вахмистровым (1966, 1967а, 1967б). Вахмистров, не отрицая наличия «свободного пространства» за физиологическим барьером, т. е. за эпиблемой корня, считает, что оно содержит главным образом балластные ионы и не имеет существенного значения в общем балансе поглощения веществ: по его мнению, поглощенные вещества, пройдя активным путем через физиологический барьер, далее следуют по симпласту по всем тканям корня вплоть до сосудов ксилемы. Сходную точку зрения высказывает Лаухли (Läuchli, 1967), исследовавший с помощью рентгеновского микрозонда распределение *K*, *Ca*, *Sr* и *P* в вегетативных органах *Zea mays*.

Как противоположность этому представлению, существует другая гипотеза, согласно которой движение растворов происходит в свободном пространстве через все ткани корня вплоть до сосудов ксилемы. Представители этого направления не отводят никакого места барьерным слоям (см. обзоры: Данилова и Дертева, 1964; Oberländer, 1966).

Наконец, существует третье представление. Сторонники его допускают, что главный путь растворов из почвы к побегу вплоть до эндодермы корня лежит по свободному пространству, которое составляют клеточные стенки и межклетники паренхимных клеток коры. Эндодерма благодаря своеобразной структуре своих оболочек представляет собой первый барьер на пути свободного тока растворов. Дальнейшее их передвижение связано с активным транспортом через плазмалемму клеток эндодермы и далее по симпласту через пограничные слои клеток в сосуды ксилемы.

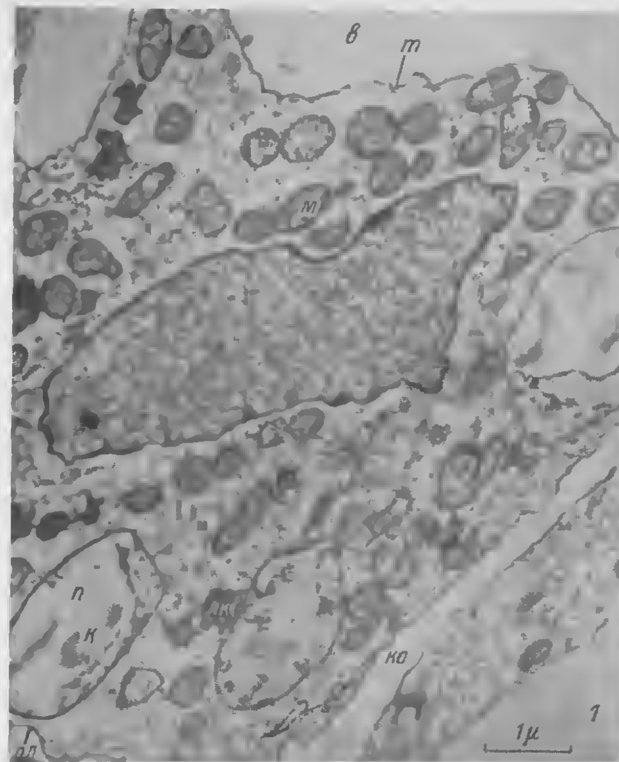
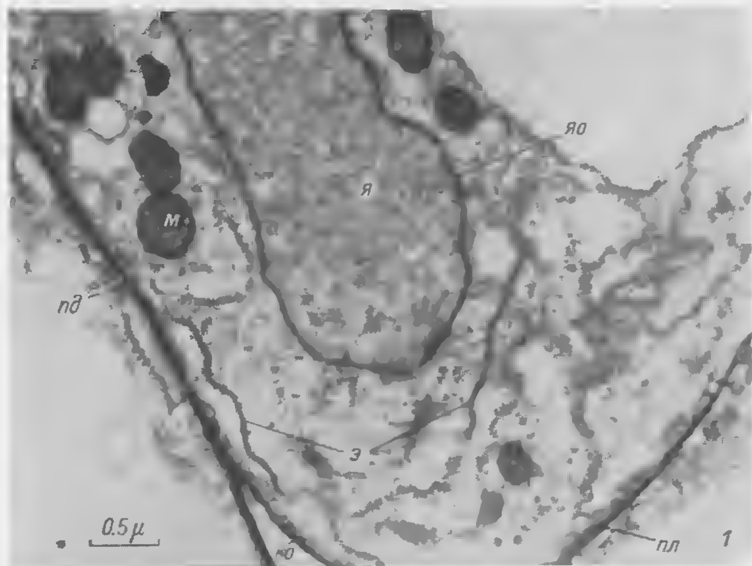




Таблица I.
Фрагменты клеток перицикла (на поперечном срезе корня).

1 — скопление митохондрий; *2* — скопление лейкопластов с крахмальными зернами. Условные обозначения к таблицам: *в* — вакуоля; *д* — диктиосома; *к* — крахмальное зерно; *ко* — клеточная оболочка; *лк* — липидная капля; *м* — митохондрия; *п* — пластида; *пд* — плазмодесмы; *пК* — пятно Каспари; *пл* — плазмалемма; *пц* — перицикл; *с* — сосуд протоксилемы; *т* — тонопласт; *э* — эндоплазматический ретикулум; *энд* — эндодерма; *я* — ядро; *ядр* — ядрышко; *яо* — ядерная оболочка. *Стрелкой* обозначено тонкое место в оболочке.



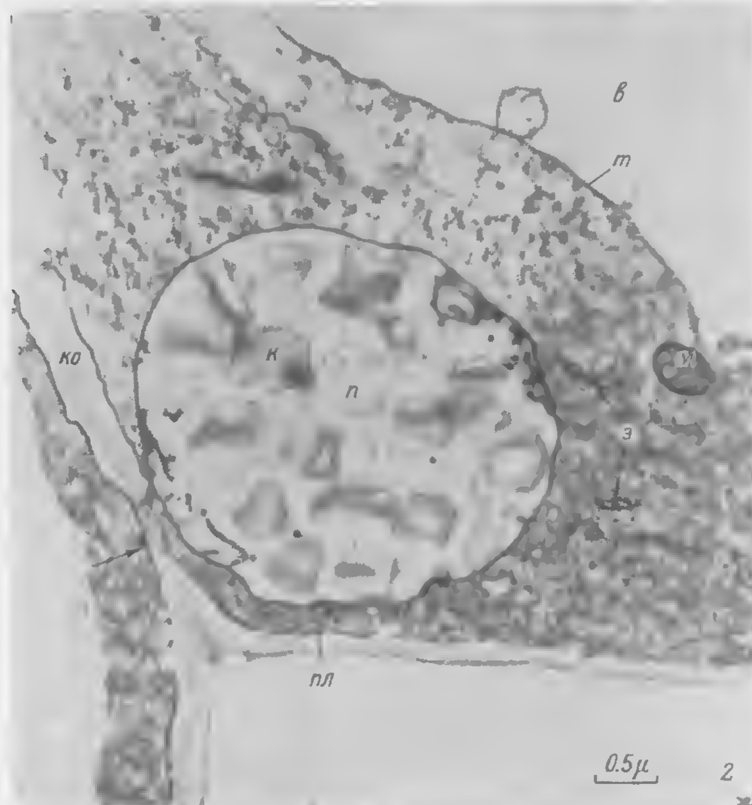
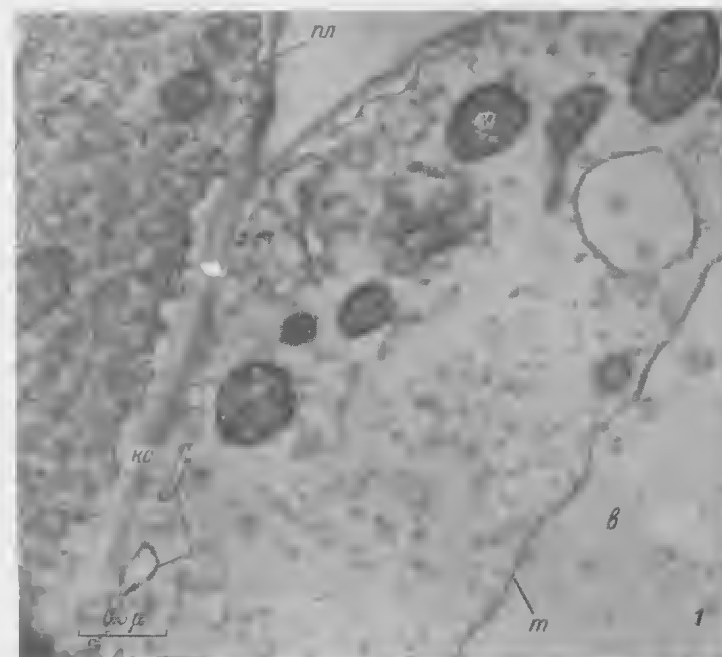


Таблица II.
Фрагменты клеток перицикла.

1 — плазмодесмы и эндоплазматический ретикулум (фиксация глютаральдегидом); 2 — лейкопласт (фиксация OsO_4). Обозначения те же, что и в табл. 1.



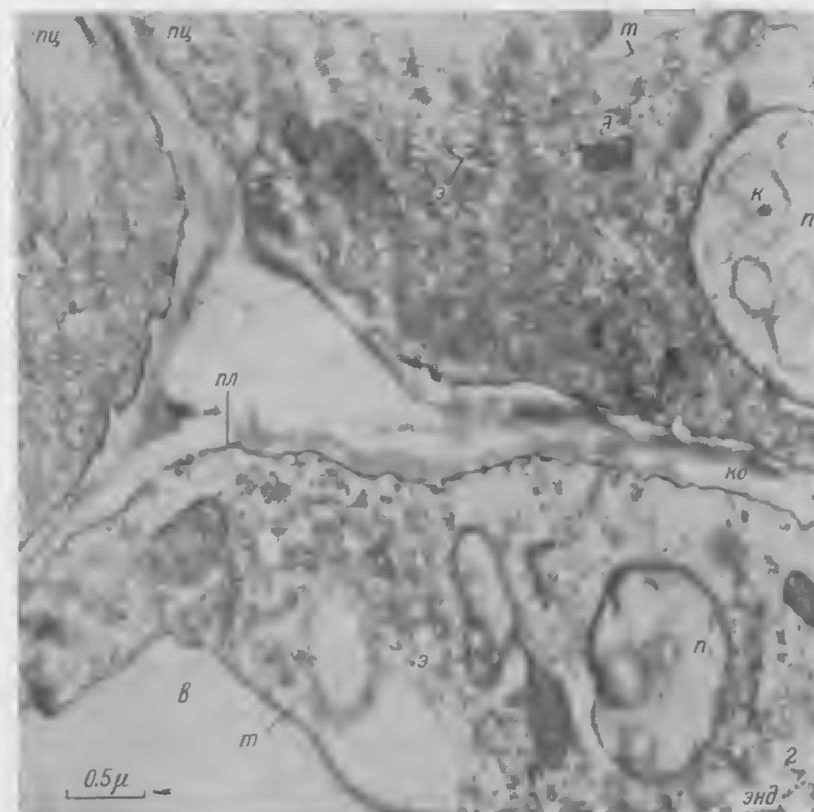
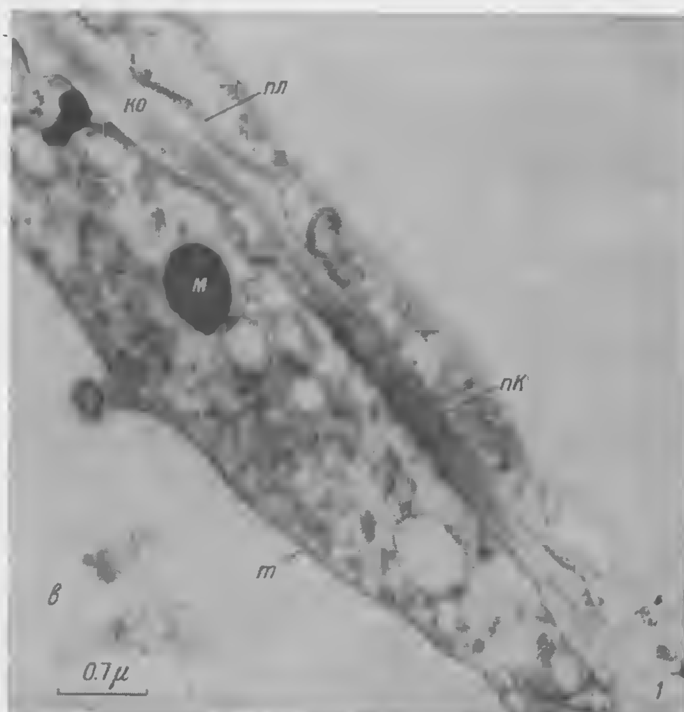


Таблица III.
Фрагменты клеток перицикла и эндодермы. Видно различие в плотности цитоплазмы пограничных участков двух клеток.

1 — клетки перицикла; 2 — клетки перицикла и эндодермы. Обозначения те же, что и в табл. 1.



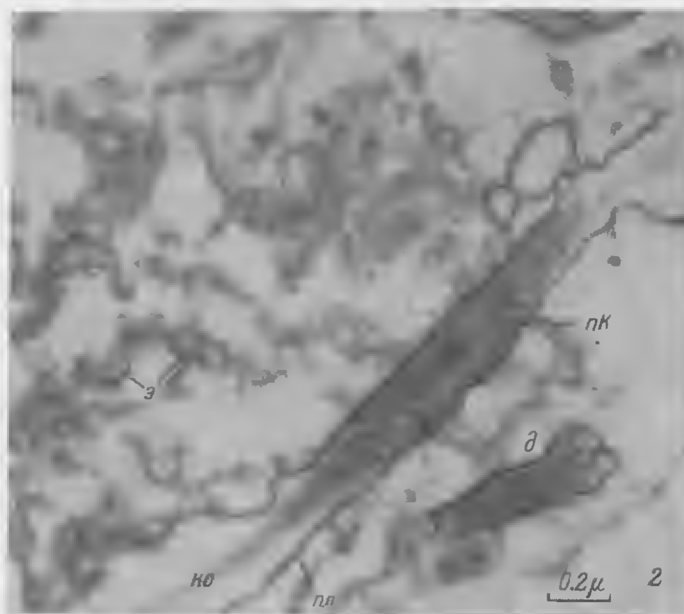


Таблица IV.

1—2 — фрагменты клеток эндодермы. Пятно Каспари (поперечные срезы). Видно включение мембран в клеточную оболочку в районе пятна Каспари. Обозначения те же, что и в табл. 1.

Оберлендер, автор последней из известных нам обзорных работ о поступлении и передвижении веществ по тканям корня (Oberländer, 1966), считает, что каждое из существующих представлений о путях транспорта веществ по живым тканям покоится на солидной экспериментальной базе, и нет оснований противопоставлять эти представления, а необходимо допустить, что все или почти все из предполагаемых механизмов транспорта имеются в корне, осуществляясь одновременно или последовательно, в зависимости от физиологических условий.

Вопрос о барьерной роли эндодермы обсуждался многими авторами (см. обзорные работы: Guttenberg, 1943; Arnold, 1952; Van Fleet, 1961; Данилова и Дертева, 1964; Дертева, 1965; Oberländer, 1966). Здесь мы остановимся только на работах последнего времени, выполненных с применением метода микроавторадиографии. На этот метод исследования возлагаются большие надежды, так как он позволяет проследить судьбу поступающих в растение веществ и обнаружить ткань или даже отдельные компоненты клетки, принимающие участие в передвижении этих веществ. Однако данные, полученные к настоящему времени, еще не дают бесспорного и однозначного ответа на эти вопросы. Как показали Вайгл и Люттге (Weigl u. Lüttge, 1962), на корнях кукурузы при сильно ослабленной транспирации поступление S^{35} в ксилему так велико, что в коре и эндодерме не обнаруживается большого накопления радиоактивных ионов. Повышение радиоактивности начинается непосредственно за эндодермой; очень большое количество ионов S^{35} накапливается в сосудах протоксилемы. При торможении дыхания динитрофенолом (ДНФ) в коре вплоть до эндодермы накапливается большое количество сульфатных ионов, а в эндодерму и центральный цилиндр они поступают в незначительном количестве. Роль эндодермы как барьера для пассивного поступления ионов авторы считают доказанной. При этом, как показывают опыты с самыми молодыми участками корня, барьером могут быть только полностью дифференцированные клетки эндодермы, так как при меристематическом состоянии эндодермы торможение дыхания не меняет характера распределения ионов. Барьерная функция эндодермы подтверждается этими же авторами и в двух последующих работах (Ziegler, Weigl u. Lüttge, 1963; Weigl u. Lüttge, 1965). Вместе с тем они подчеркивают, что эндодерма не является барьером для всех ионов, поступающих в корень, и что барьерная роль эндодермы в значительной степени зависит от различных физиологических условий, поскольку в разных условиях соотношение активного и пассивного транспорта ионов вообще очень сильно меняется.

Это положение подтверждается также в опытах многих других исследователей. Так, Барбер и Кутц (Barber a. Koontz, 1963) и Виллас (1963, — цит. по: Moore и др., 1965) показали, что ДНФ, ингибируя перенос *Ca* в проводящие элементы, слабо влияет на его поступление в корень. Значит, как полагают эти авторы, имеется физиологический барьер, который препятствует движению ионов в ксилему активным путем. Мур, Мэзон и Мааз (Moore и др., 1965) также в опытах с *Ca* показали, что он аккумулируется в ксилеме против градиента концентрации (концентрация *Ca* в ксилеме была в 58 раз больше, чем в наружной среде). Накопление *Ca* в ксилеме, по их мнению, может происходить лишь благодаря тому, что эндодерма препятствует обратной диффузии ионов из центрального цилиндра. Лаухли (Läuchli, 1967) опытами со *Sr* также доказывает, что ионы движутся пассивно через корень до эндодермы, а начиная от эндодермы и далее до сосудов ксилемы они переносятся активно за счет определенных энергетических процессов. Эндодерма рассматривается как физиологический барьер.

Биддулф (Biddulph, 1967) с помощью авторадиографии показала, что распределение Ca^{45} и S^{35} в корне бобов неодинаковое, что говорит о различных путях передвижения этих ионов в корне: *Ca* передвигается преимущественно по клеточной стенке, а *S* — по всей клетке. Эндодерма, по предположению автора, может быть барьером для *S*, так как наблю-

дается концентрация радиоактивности на границе стелы и коры (в эндодермальных клетках активность на стороне, обращенной к стеле, больше, чем внутри клетки). Что же касается *Ca*, то его поступление и распределение в коре происходят очень быстро и характер распределения непостоянен; это наводит на мысль о том, что Ca^{45} задерживается в коре только силами адсорбции. Эндодерма не является барьером для передвижения *Ca*, поскольку не наблюдалось концентрации Ca^{45} кнаружи от эндодермы или внутри ее клеток.

По данным Питман (Pitman, 1965б), эндодерма не представляет эффективного барьера также и для диффузии *K* и *Na* в корне ячменя. Уолей (Wooley, 1965) показал на проростках кукурузы, что эндодерма не является физиологически активным барьером и для воды.

Из всего этого можно сделать вывод: проблема передвижения веществ по корню далека от окончательного решения, и требуется дальнейшее всестороннее ее изучение. Что касается изучения структур, то разработка детальной цитологической характеристики тканей, принимающих участие в этом процессе, особенно тех, которым отводится специфическая роль барьерных слоев, по-видимому, должна быть первым вкладом в решение этой проблемы. Начиная электронномикроскопическое изучение тканей корня, мы нашли целесообразным в первую очередь дать характеристику эндодермы и перицикла как тканевых образований, которым приписывается специфическая функция в регулировании тока веществ в проводящие ткани.

Материал и методика

Материалом для исследования служили корешки двухдневных и трехдневных проростков томатов сорта 'Маяк' (*Lycopersicon esculentum* Mill.), выращенных на разбавленном растворе Кноппа.

Разрезанные на кусочки корешки фиксировались в 2%-м растворе OsO_4 по Колфилду (Caulfield, 1957). Кусочки материала проводили через спирты, а затем через смесь 100%-го спирта и метакрилатов. Иногда в 70%-й спирт добавляли уранилацетат (0.5%) для дополнительного контрастирования. Заливали материал в смесь метил-бутилметакрилата (1 : 3) с 2% перекиси бензоила. Блоки полимеризовали в термостате при 60° от 18 до 24 часов.

Кроме фиксации по Колфилду, корешки фиксировали 2 часа в 3%-м растворе глутаральдегида, промывали в 0.25-М фосфатном буфере (в трех сменах по одному часу) и дополнительно фиксировали 1 час в 2%-м растворе OsO_4 с 0.25-М фосфатным буфером; проводили через серию спиртов, затем через окись пропилена, смесь окиси пропилена с аралдитом (1 : 1). Заливали материал в смесь: аралдит (10 мл), отвердитель (10 мл), ускоритель (0.55 мл) и дибутилфталат (1 мл). Полимеризовали блоки в течение 3 суток при температуре 53°.

Для приготовления ультратонких срезов пользовались ультратомом Дашевского УМД-5. Срезы на сеточках дополнительно контрастировались в течение 10—20 мин. цитратом свинца по Рейнольдсу (Reynolds, 1963). Просматривали сеточки со срезами в настольном электронном микроскопе Tesla BS-242 с разрешающей способностью 35 Å.

Результаты исследования и обсуждение

Как известно, перицикл и эндодерма составляют замкнутые, большей частью однослойные обкладки вокруг центрального цилиндра корня. При этом протоксилемные элементы находятся непосредственно под перициклом, и клетки перицикла, к ним прилегающие, как и клетки ксилемной паренхимы на границе с сосудами и трахеидами, одной из своих стенок соприкасаются с мертвыми элементами. Одно это должно в какой-то степени оказывать влияние на направление тока веществ, проходящих через перицикл. Что же касается эндодермы, то она лишена этих особенностей пограничного слоя, находится внутри симпласта, и, если этому слою клеток присущи особые барьерные функции, он должен выделяться из окружающих паренхимных клеток какими-то специфическими структурными особенностями. Одна из этих особенностей, совершенно очевидная, — структура поперечных и радиальных стенок клеток эндодермы, имеющих так называемый «поясок Каспари».

Наличие в стенках клеток эндодермы пояска Каспари, как полагают, непроницаемого для воды и ряда веществ, является узловым моментом во всех представлениях о барьерной функции эндодермы. В то же время многие вопросы, касающиеся природы пояска Каспари, а также деталей тонкой структуры цитоплазмы клеток эндодермы, еще не выяснены.

Как нам представлялось, электронномикроскопическое изучение эндодермы и перицикла должно было расширить общую цитологическую характеристику этих слоев клеток, а также дать новые сведения о структуре и генезисе полос Каспари. Сведения, которые нами получены, носят еще предварительный характер, они недостаточно полны, но все же позволяют судить о перспективности электронномикроскопических исследований для выяснения проблемы передвижения веществ.

Данные по перициклу

Перицикл на изучаемых нами уровнях корня (начало зоны дифференциации) представляет собой ткань, сохраняющую еще значительные меристематические потенции. Следует вспомнить, что перицикл является основным «корнеродным слоем», местом образования камбия и т. д. Тем более поразительны черты специализации, отличающие клетки перицикла в зоне дифференциации корня от меристематических клеток. Их характеризует прежде всего сильная степень вакуолизации. Во всех клетках мы видим крупную центральную вакуоль; цитоплазма, соответственно, расположена вдоль стенок. Слой цитоплазмы, однако, значительно более толстый, чем в клетках коровой паренхимы. Ядро крупное, овальное на срезе, с большим ядрышком.

Из цитоплазматических образований прежде всего обращают на себя внимание плотные, с хорошо развитой внутренней мембранной структурой митохондрии, которые располагаются в клетках неравномерно, образуя местами большие скопления (табл. I, *1*). Обилие функционально активных митохондрий в клетках — наиболее характерная черта обеих рассматриваемых нами тканей — перицикла и эндодермы.

Вместе с тем цитоплазма перицикла богата и другими органоидами, ответственными за энергетический обмен, синтез и транспорт веществ. Лейкопласты, как правило, с крахмальными зернами, располагаются в клетке неравномерно (табл. I, *2*). Эндоплазматический ретикулум зафиксирован на наших фотографиях как в виде развитой сети пузырьков и коротких цистерн, так и в виде длинных и узких канальцев (табл. I и II). Имеются рибосомы, свободные и находящиеся в связи с эндоплазматическим ретикулумом.

Для характеристики межклеточных связей перицикла, как мы уже говорили, имеет значение наличие в нем таких клеток, которые находятся в непосредственном контакте с мертвыми элементами ксилемы. Из других особенностей структуры перицикла, как можно предполагать, влияющих на направление тока веществ, необходимо отметить неоднородность клеточной оболочки по толщине. Это свойственно как стенкам соседних клеток перицикла, так и стенкам, разделяющим клетки перицикла и эндодермы. Во всех клеточных стенках имеются тонкие места, где оболочка представлена, в сущности, одной срединной пластинкой (табл. I и II). Во всех стенках выявляются также плазмодесмы (табл. II, *1*). Мы не наблюдали плазмодесм только в стенках клеток перицикла, граничащих с сосудом.

К тому же вопросу о клеточных связях и взаимодействии между соседними клетками относится еще одно наблюдение. Пограничные участки

двух соседних клеток часто резко отличаются друг от друга плотностью цитоплазмы; при этом в данном случае различие обусловлено, по-видимому, неодинаковым развитием в пограничных участках цитоплазмы соседних клеток эндоплазматического ретикулума. Такое явление наблюдается как на границе двух соседних клеток, принадлежащих одной и той же ткани, так и на границе двух клеток, относящихся к разным тканям (табл. III). Это заставляет предполагать, что различие в электронной плотности пограничных участков объясняется их особым функциональным состоянием, возникающим на границе соседних клеток, независимо от их тканевой принадлежности. Не лишено оснований предположение, что это состояние цитоплазмы на границе клеток связано с передвижением веществ из клетки в клетку.

Цитологическая характеристика перицикла позволяет считать этот пограничный слой клеток системой высоко активной, вполне способной выполнять приписываемые ей функции физиологического барьера.

Данные по эндодерме

Что касается цитоплазменных структур эндодермы, то ни по составу органелл, ни, пожалуй, по насыщенности ими клеток эндодерма не уступает перициклу. Особой специфики не наблюдается и в расположении органелл в клетках эндодермы по сравнению с перициклом. Здесь мы также часто отмечали крупные скопления митохондрий или лейкопластов в отдельных участках клетки.

Несколько подробнее мы остановимся на оболочке и, в частности, на структуре пояска Каспари. Пятно Каспари, на поперечных срезах в световом микроскопе выглядящее как небольшое местное утолщение и потемнение оболочки, в электронном микроскопе выглядит скорее как некоторое уплотнение оболочки, к которой в месте «пятна» плотно прижата плазмалемма. В других местах плазмалемма имеет волнистые контуры и может несколько отходить от оболочек, в районе же пятна Каспари она натянута и как бы «приклеена» к оболочке (табл. IV, *1*).

Уже довольно давно был обнаружен и неоднократно подвергался обсуждению интересный эффект плазмолиза в клетках эндодермы: при плазмолизе цитоплазма в районе пояска Каспари не отходит от оболочек и располагается вдоль всего «пояска». Электронномикроскопическую фотографию плазмолиза в клетках эндодермы недавно опубликовал Фальк с соавторами (Falk и др., 1966).

Объяснение этому интересному явлению, по-видимому, надо искать в структуре самого пояска Каспари. Изучая электронные микрофотографии пятна Каспари на поперечных срезах, мы обратили внимание, что наряду со срезами, на которых плазмалемма образует четкий контур и представляет собой ровную линию, очерчивающую стенку клетки, встречаются срезы, на которых в «пятне» более или менее отчетливо просматриваются контуры мембранной системы (табл. IV, *2*), а цитоплазматическая мембрана местами как бы погружается в пятно. Мы полагаем, что в клетках эндодермы, в месте пятна Каспари, между цитоплазмой и оболочкой устанавливаются иные взаимоотношения, чем во всех других частях клетки. Эти отношения выражаются прежде всего в закреплении плазмалеммы в оболочке. Природа этого явления еще не совсем ясна, но его реальность, показанная ранее с помощью эффекта плазмолиза, подтверждается данными электронномикроскопического изучения. Можно в связи с этим сделать предположение, что пояс Каспари не только представляет собой препятствие на пути свободного передвижения ионов, но и является специальным приспособлением к «перехватыванию» ионов, проходящих свободным током в центральный цилиндр.

Полученные нами данные мы рассматриваем как одно из доказательств барьерной роли эндодермы в общем механизме передвижения веществ по тканям корня. Для установления же относительного значения этого барьера необходимы дальнейшие исследования всей системы тканей, лежащих на

пути тока веществ, а также более подробные исследования самой эндодермы на разных этапах ее дифференциации и в различных физиологических условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Вахмистров Д. Б. (1966). О двух механизмах избирательности при поглощении растениями элементов минерального питания. Физиолог. раст., 13, 5. — Вахмистров Д. Б. (1967а). К вопросу о функции свободного пространства корней растений. Сравнительное изучение поглотительной способности эпидермальных и коровых клеток корней ячменя. Физиолог. раст., 14, 1. — Вахмистров Д. Б. (1967б). К вопросу о локализации свободного пространства корней ячменя. Физиолог. раст., 14, 3. — Данилова М. Ф. и Е. Ю. Дертева. (1964). Данные анатомии и физиологии о передвижении воды и растворенных веществ по тканям корня. Бот. журн., 9. — Дертева Е. Ю. (1965). Строение и функции эндодермы. Бот. журн., 9. — Колосов И. И. (1935). Исследование над поступлением веществ в растение. Тр. Всес. инст. удобр., агротехн. и агропочвовед., 8. — Колосов И. И. (1939). Установление поглощающей зоны корней и роли корневых волосков в поглощении веществ. Сов. агроном., 5. — Колосов И. И. (1962). Поглотительная деятельность корней растений. — Сабинин Д. А. (1949). О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. — Саляев Р. К. (1965). О механизме поглощения веществ корнями растений. Физиолог. раст., 12, 4. — Саляев Р. К. (1966). О функциональной роли мембран растительной клетки. Журн. эволюц. биохимии и физиолог., 2, 2. — Arisz W. H. (1964). Influx and efflux of electrolytes. Acta Bot. Neerl., 13, 1. — Arnold A. (1952). Über den Funktionsmechanismus der Endodermiszellen der Wurzeln. Protoplasma, 41, 2. — Bange G. G. J. a. C. L. C. Meijer. (1966). The alkali cation carrier of barley roots: a macromolecular structure? Acta Bot. Neerl., 15, 2. — Barber D. A. a. H. V. Koontz. (1963). Uptake of dinitrophenol and its effect on transpiration and calcium accumulation in barley seedlings. Plant Physiol., 38, 1. — Biddulph S. F. (1967). A microautoradiographic study of Ca^{45} and S^{35} distribution in the intact bean root. Planta, 74, 4. — Caulfield J. B. (1957). Effects of varying the vehicle for OsO_4 in tissue fixation. Journ. Biophys., Biochem. a. Cytol., 3, 6. — Crafts A. Y. a. T. C. Broyer. (1938). Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. Amer. Journ. Bot., 25, 7. — Elzam O. E. a. E. Epstein. (1965). Absorption of chloride by barley roots: kinetics and selectiving. Plant Physiol., 40, 4. — Epstein E. (1955). Passive permeation and active transport of ions in plant roots. Plant Physiol., 30, 4. — Epstein E. (1956). Mineral nutrition of plants: mechanisms of uptake and transport. Ann. Rev. Plant Physiol., 7, 1. — Epstein E. a. J. E. Leggett. (1954). The absorption of alkaline earth cations by barley roots: kinetics and mechanism. Amer. Journ. Bot., 41, 7. — Epstein E., D. W. Rains a. W. E. Schmid. (1962). Course of cation absorption by plant tissue. Science, 136, 3521. — Falk H., U. Lüttge u. J. Weigl. (1965). Untersuchungen zur Physiologie plasmolisierter Zellen. I. Markierung der Plasmolysevorraumes mit Isotopen. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 53, 1. — Falk H., U. Lüttge u. J. Weigl. (1966). Untersuchungen zur Physiologie plasmolysierter Zellen. II. Ionenaufnahme, O_2-Wechsel, Transport. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 54, 5. — Frey-Wyssling A. a. K. Mühlethaler. (1965). Ultrastructural plant cytology. — Guttenberg H. von. (1943). Die physiologischen Scheiden. Handbuch der Pflanzenanatomie. — Kylin A. a. B. Hylmö. (1957). Uptake and transport of sulphate in wheat. Active and passive components. Physiol. Plantarum, 10, 2. — Läuchli A. (1967). Untersuchungen über Verteilung und Transport von Ionen in Pflanzengeweben mit Röntgen-Mikrosonde. Planta, 75, 3. — Lundegårdh H. (1954). Anion respiration. The experimental basis of a theory of absorption, transport and exudation of electrolytes by living cells and tissues. Symp. Soc. Exp. Bot., 8. — Lundegårdh H. (1960). Salts and respiration. Nature, 185, 4706. — Mertz D. a. J. Levitt. (1961). The relation between ion absorption in the cell wall and active uptake. Physiol. Plantarum, 14, 1. — Moore D. P., B. J. Mason a. E. V. Maas. (1965). Accumulation of calcium in exudate of individual barley roots. Plant Physiol., 40, 4. — Oberländer H. E. (1966). The relative importance of active and passive processes in ion translocation across root tissue (a review). In: Limiting steps in ion uptake by plants from soil. Symposium. — Pitman M. G. (1963). The determination of salt relations of the cytoplasmic phase in cells of beetroot tissue. Austr. Journ. Biol. Sci., 16, 4. — Pitman M. G. (1964). The effect of divalent cations on the uptake of salt by beetroot tissue. Journ. Exp. Bot., 15, 45. — Pitman M. G. (1965a). Ion exchange and diffusion in roots of *Hordeum vulgare*. Austral. Journ. Biol. Sci., 18, 3. — Pitman M. G. (1965). The location of the Donnan free space in disks of beetroot tissue. Austral. Journ. Biol. Sci., 18, 3. — Poole R. J. (1966). The influence of the intracellular potential on potassium uptake by beetroot tissue. Journ. Gen. Physiol., 49, 3. — Reynolds E. S. (1963). The use of lead citrate at high pH as an electron opaque status in electron microscopy. Journ. Cell Biol., 17, 1. — Robertson R. N. (1958). The uptake of minerals. Handbuch der Pflanzenphysiologie, 4. — Sandström B. (1950). The ion absorption in roots lacking epidermis. Physiol. Plantarum, 3, 4. — Spanswick R. M. a. E. J. Williams. (1964). Electrical potentials and Na, K and Cl concentrations in the vacuole and cytoplasm of *Nitella translucens*. Journ. Exp. Bot., 15, 44. — Van Fleet D. S. (1961). Histochemistry and function of the endodermis. Bot. Rev., 27,

2. — Weigl J. u. U. Lüttge. (1962). Mikroautoradiographische Untersuchungen über die Aufnahme von $S^{35}O_4$ durch die Wurzeln von *Zea mays* L. Die Funktion der primären Endodermis. Planta, 59, 2. — Weigl J. u. U. Lüttge. (1965). Die Ionenaufnahme durch die Luftwurzel von *Epidendrum*. Protoplasma, 60, 1. — Williams D. E. (1962). Anion-exchange properties of plant surfaces. Science, 138, 3537. — Wooley J. T. (1965). Radial exchange of labelled water in intact maize roots. Plant Physiol., 40, 4. — Ziegler H., J. Weigl u. U. Lüttge. (1963). Mikroautoradiographischer Nachweis der Wanderung von $S^{35}O_4$ durch die Tertiärendodermis der Iris-Wurzel. Protoplasma, 56, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 XII 1967).

SUMMARY

The article comprises the results of a submicroscopical investigation on the endoderm and pericycle of the roots of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seedlings. It is shown that in the pericycle cells there are numerous cytoplasmic structures responsible for the exchange, synthesis and transport of substances. Particularly characteristic is the multitude of mitochondria with a well developed system of cristae. The endodermis is similar to the pericycle both in the composition and in the abundance of the cytoplasmic structures in the cells. Likewise no specific differences between the endodermis and the pericycle in the disposition of organelles within the cells were observed. At the place of the Casparian strip the plasmalemma adheres closely to the cell wall; sometimes within the strip the contours of the membrane systems are perceptible more or less distinctly, and it is seen that the cytoplasmic membrane appear to «submerge» into the cell membrane. It is assumed that in the endodermis cells the interrelations between the cytoplasm and the cell wall that are established at the place of the Casparian strip are different from those in all the other parts of the cell. These interrelations involve in the first place the fixation of the plasmalemma in the cell wall. The nature of this phenomenon is as yet not quite clear, but its reality, shown earlier by means of the plasmolysis effect, is corroborated by the results of the electron-microscopic studies.

The data obtained in the course of the present studies can be regarded as an indirect proof of the barrier function of the endoderm and the pericycle in the transport of substances.

УДК 581.552—(012)581.521.11

Б. М. Миркин

КРИТЕРИИ ДОМИНАНТОВ И ДЕТЕРМИНАНТОВ ПРИ КЛАССИФИКАЦИИ ФИТОЦЕНОЗОВ

B. M. MIRKIN. THE CRITERIA OF DOMINANTS AND DETERMINANTS IN THE CLASSIFICATION OF PHYTOCOENOSES

Экологическое направление в классификации растительного покрова является наиболее распространенным, поскольку единицы такой системы удобны для построения географических, фитоиндикационных и хозяйственных схем. Однако общепринятых принципов построения экологической классификации нет. Вполне уместно процитировать Р. Уиттекера, начинающего свой обзор состояния проблемы классификации естественных сообществ фразой: «Нет другого аспекта синэкологии, где дискуссии были бы столь многочисленными и который так важен для развития школ экологии, как проблема классификации» (Whittaker, 1962 : 2).

Отсутствие единства взглядов на критерии экологической классификации — следствие целого ряда противоречий, порожденных спецификой объекта классификации и условиями формирования геоботанических школ и связанных с индивидуальными особенностями исследователей. Ведущими противоречиями при этом являются противоречия, определяющиеся спецификой объекта классификации: континуумом растительных сообществ и низким уровнем целостности фитоценозов.

Мы не считаем нужным рассматривать проблему континуума растительных сообществ, поскольку за последние годы этот вопрос освещался в целом ряде специальных исследований и сводок (Whittaker, 1962; Александрова, 1966; Василевич, 1966; Трасс, 1966; Фрей, 1967), где дан исчерпывающий анализ современного состояния вопроса и его истории. Подчеркнем лишь, что трактовка растительного покрова как явления непрерывного делает любую его классификацию формальным делением, упрощающим сложные и индивидуальные связи между отдельными фитоценозами. При этом имеется принципиальная возможность осуществлять деление по разным критериям и в разном масштабе.

В. И. Василевич (1966) считает наиболее естественными классификации, в которых объединение фитоценозов в типы производится не по какому-то одному, а по многим признакам. Предложенный Василевичем коэффициент позволяет рассчитывать расстояние между фитоценозами в многомерном пространстве и интерпретировать ассоциации как сгущения (рои) фитоценозов. Однако при всех его достоинствах интегральный критерий имеет существенный недостаток: уравниваются все признаки фитоценоза независимо от их индикаторной значимости и характерности для данной ассоциации. Это может быть причиной разъединения весьма близких фитоценозов, где часть флоры уничтожена в результате непродолжительного воздействия человека, и, наоборот, сближения далеких фитоценозов, высокая степень общности которых обязана наличию общей группы эвритопов. Огромны затраты труда для создания такого рода клас-

сификаций, их осуществление возможно только при широком применении счетно-решающих устройств.

Продолжая поиск в направлении подбора интегральных критериев классификации, следует помнить и о традиционном принципе выбора небольшого числа признаков растительного сообщества, раскрывающих его экологические особенности и имеющих достаточно высокую связь со многими признаками структуры фитоценоза и его среды. Рассмотрение такого рода классификаций и является предметом обсуждения в данной статье, написанной на материалах изучения разных типов растительности пойм Башкирской АССР.

1. Обзор состояния проблемы экологической классификации

Прелюдией к надвигающейся полосе споров и дискуссий по проблеме классификации фитоценозов было определение понятия ассоциации, данное на III Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе в 1910 г., где основная единица растительного покрова не получила меры объема, спрятанной за неопределенностью выражения «определенный флористический состав».

Однако даже эта неопределенность не может быть отнесена только за счет субъективных особенностей организаторов конгресса и его лидеров, а являлась отражением объективных причин. Опыт геоботаников в 1910 г. был еще очень мал, и идея обязательного введения условных критериев для выделения единиц еще не выкристаллизовалась, аналогии фитоценоза и организма в этот период находились в апогее популярности. Именно это неумение договориться о критериях ассоциации дало толчок к расхождениям в понимании ассоциации в разных школах.

На сегодняшний день все классификационные подходы можно сгруппировать вокруг двух принципиальных концепций, которые, впрочем, не разделены «китайской стеной» и имеют много общего. Эти концепции можно назвать концепцией доминантов и концепцией детерминантов.

Концепция доминантов объединяет подавляющее большинство русских геоботаников (исключая сторонников Л. Г. Раменского), скандинавских исследователей («северная традиция», по Уиттекеру) и представителей англо-американской динамической экологии. Не вдаваясь в общеизвестные отличия этих школ, попытаемся дать анализ объективных моментов, способствовавших принятию доминантов в качестве критерия классификации.

А. Доминанты наиболее физиономичны, это самый простой критерий классификации. Классификация по доминантам наиболее приемлема для стран с огромными площадями под естественной растительностью, доминанты позволяют быстро ориентироваться во всем разнообразии фитоценозов и осуществлять хотя бы приблизительную их инвентаризацию.

Б. Школа доминантов формировалась первоначально как лесотипологическая. В России, как известно, теория геоботаники в начале нашего столетия разрабатывалась В. Н. Сукачевым именно на лесных объектах, аналогичная картина наблюдалась и в Скандинавии. В лесу доминанты — наиболее ценная часть фитоценозов, объект хозяйствования. Поэтому построенная на доминантах система единиц была очень быстро принята на вооружение практиками лесного хозяйства и стала основой таксации.

В. Школа доминантов опирается на представление о бореальных типах растительности; доминанты этих типов устойчивы и не подвержены разногодичным флуктуациям или сезонной изменчивости. Сопутствующий лесам тип болот (точнее группа типов болот) также характеризуется устойчивостью доминантов.

Г. Большим аргументом в пользу построения классификаций по доминантам явилось изучение типа обмена веществ и энергии в системе биоценоз—экотоп. Доминанты, являющиеся в большинстве случаев (но не всегда) эдификаторами фитоценозов, играют в обменных процессах ведущую роль.

Сторонники концепции детерминантов классифицируют растительные сообщества по видам, которые вне связи с их обилием несут высокую индикаторную нагрузку, т. е. сообщают максимум информации об условиях среды. Этим путем достигается объединение в одну ассоциацию фитоценозов с существенными отличиями в структуре, но с очень близкими условиями местообитания. Концепции детерминантов придерживается очень популярное в Западной Европе направление, руководствующееся идеями верных видов Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Многие русские «фитотопологические» классификации, как показал А. А. Ниценко (1962), должны быть также отнесены к детерминантным, так как условия среды изучаются не путем прямого учета, а через посредство индикаторных видов. Такими классификациями являются лесотипологические схемы П. С. Погребняка (1956) и систематизация фитоценозов по экологическим шкалам Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956) и т. д.

Какие же особенности растительного покрова побудили геоботаников стать на путь классификации по детерминантам, которые часто вовсе не имеют практического значения и не играют существенной роли в создании фитосреды?

А. Ведущую роль сыграла экологическая аморфность многих доминантов, их широкие амплитуды по факторам среды. Браун-Бланке считает, что состав доминантов совсем не определяет набора второстепенных видов.

Б. Это направление развивалось в небольших странах с высокой «плотностью геоботаников», которые для инвентаризации естественной растительности смогли с самого начала искать более глубокие и законченные формы классификации.

В. Отрицательное отношение к доминантам как к критериям классификации особенно четко было сформулировано исследователями травянистых сообществ, в первую очередь лугов. Широкие экологические амплитуды доминирующих растений, подверженность доминантов сезонным и разногодичным изменениям, неустойчивость их обилия (Л. Г. Раменский, 1938, и др.) явились моментами, тормозящими принятие доминантного принципа классификации.

Р. Уиттекер, рассматривая «экологическую» природу возникновения классификаций по доминантам («северная традиция») и по детерминантам («южная традиция»), акцентирует внимание на географических причинах формирования концепций. Он отмечает, что северные растительные сообщества проще по структуре, беднее во флористическом отношении, менее полидоминантны, отличаются более узкой экологической амплитудой слагающих их видов, менее окультурены и связаны между собой укороченными сукцессионными рядами.

Вполне очевидна убедительность аргументов как одного, так и другого направления в экологических классификациях растительного покрова. Нельзя не признать практической ценности и общедоступности классификаций, где критериями выделения единиц служат доминанты, или экологической стройности системы Браун-Бланке. Каждый из подходов имеет свои многочисленные «за» и «против», и их развитие не может протекать изолированно, без обмена методами и взаимной ассимиляции наиболее ценных теоретических положений, тем более, что концепции доминантов и детерминантов имеют следующее общее.

а) С увеличением обилия вида его экологическая амплитуда становится уже, поэтому принципиально возможно использование некоторых видов как доминантов-детерминантов (особенно при классификации лугов).

б) Некоторые доминанты обладают вообще узкой экологической амплитудой и в этом случае выделенные классификационные единицы оказываются строгими экологическими категориями — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Festuca orientalis* Kern., *Typha angustifolia* L.

Однако различий в подходах к объекту у сторонников двух концепций все-таки больше, чем сходства. Концепция доминантов нацеливает на морфологический анализ растительного покрова с учетом элементов экологии,

а концепция детерминантов — на чисто экологический анализ с использованием некоторых сторон морфологии растительных сообществ. Возникает мысль о возможности оптимального совмещения морфологических и экологических критериев, т. е. о классификации, ассимилировавшей лучшие стороны того и другого подхода. Целесообразность такой системы подчеркивает Пур (Poore, 1956, по: Whittaker, 1962). Поиск в этом направлении усиленно ведется и в нашей стране. Достаточно вспомнить использование в названиях ассоциаций индикаторных видов (Исаченко и Рачковская, 1961), критерии ассоциации, предлагаемые А. А. Ниценко (1966), или работы Т. А. Работнова (1962 и др.), в которых совершенно ясно говорится о необходимости использовать для выделения ассоциаций только устойчивые доминанты.

Многие русские геоботаники идут по пути подбора «хороших» доминантов стихийно и используют детерминанты как содоминанты. И тем не менее даже «стихийное» использование детерминантов при выделении ассоциаций дает хорошие результаты, в то время как слепое следование только за обилием видов профанирует идею классификации по доминантам.

Примером стихийного доминантно-детерминантного подхода могут служить ассоциации, выделяемые М. В. Марковым (1954) для пойменных лугов Волги и Камы. Огромное разнообразие фитоценозов исследователю удалось «вместить» всего в 30 ассоциаций, тесно увязанных со средой.

Ортодоксально-доминантный принцип выделения луговых ассоциаций многократно демонстрировал Л. И. Номоконов (1959 и др.). К сожалению, работы Номоконова являются не исключением, а скорее обобщением недостатков доминантного направления в классификации лугов. Весьма справедливы резкие упреки Х. Х. Трасса (1966), который пишет о лавине ассоциаций, выделенных по сочетанию доминантов, называя их «бичом современной геоботаники».

В то же время, возражая против «доминантомании», не следует забывать и положительных сторон доминантного подхода, в первую очередь полезности таких классификаций для практики, которую интересуют именно доминанты, а не верные или индикаторные виды.

2. Принципы построения эколого-морфологической классификации

При систематизации растительности пойм Башкирской АССР мы сделали попытку построить эколого-морфологическую классификацию по смешанному доминантно-детерминантному принципу, взяв за основу посылку, что дефинирующая роль этих критериев должна быть неодинаковой в разных типах растительности. Роль доминантов тем выше, чем они устойчивее во времени и мощнее по эдификаторному воздействию на остальные компоненты фитоценоза, что обусловливает подбор свиты эдификаторофильных второстепенных видов. По устойчивости доминантов и соответственно их дефинирующей значимости можно разбить все типы растительности, встречающиеся в поймах Башкирии, на три группы: 1) группа типов растительности с абсолютно устойчивыми доминантами — леса, кустарники; 2) группа типов растительности с относительно устойчивыми доминантами — болота, луга, степи; 3) группа типов растительности с неустойчивыми доминантами — сорно-полевая растительность.

Для первой группы использование доминантов в качестве критериев классификации наиболее целесообразно и оправдано, для второй должно проводиться с известной осторожностью, для третьей полностью исключается.

К сожалению, при построении классификаций очень часто забывают о специфических особенностях фитоценозов разных типов и часто не только при анализе лугов, но и при анализе агроценозов пытаются оперировать подходами и методами лесотипологического исследования. На состоявшемся в Казани совещании по проблемам агроценологии в ряде докладов (Камышев, 1967; Часовенная, 1967) можно найти утверждения о целесообразности выделения ассоциаций сорно-полевой растительности не только по доминантам сорных растений (что уже нежелательно, так как это преимущественно эвритопы), но и по доминантам культурных растений. Камышев проводит полную аналогию понятий агроценологии и лесоведения и пишет, что не учитывать при классификации полевых сообществ культурное растение — все равно, что классифицировать лес без учета деревьев.

Агроценозы — особый класс фитоценотических явлений; для них характерно отсутствие саморегуляции и ослабленные конкурентные взаимоотношения между компонентами. Здесь основным «эдификатором» выступает человек, непрерывно вмешивающийся в жизнь агроценоза, обусловливающий подбор культурных компонентов и регулирующий численность сопутствующих культурному растению сорняков. Наиболее стабильный признак агроценоза — флора многолетников, наиболее мобильный — обилие сорных компонентов.

Классификация сорно-полевых ценозов по доминантам-сорнякам в принципе возможна и полезна, но не как экологическая система, а как типология в целях организации борьбы с засоренностью полей. Классификация по доминантам сорных и культурных растений имеет весьма сомнительную полезность для теории и практики, так как число единиц в такой системе бесчисленно, устойчивость ценозов ничтожна, хозяйственная ценность классификации приближается к нулю; при разработке мер борьбы учет культурного растения, разумеется, необходим, но этот признак может быть всегда уточнен агрономом на месте.

Разные типы растительности отличаются не только по устойчивости доминантов, но и по ряду других признаков, среди которых для классификации особенно важным является синузиальность. Известно, что выдающимся эстонским геоботаником Теодором Липпмаа был разработан «метод синузий» (Трасс, 1964), суть которого заключается в составлении вспомогательных классификаций синузий древесного яруса, подлеска и травяно-мохового напочвенного покрова, а затем в интерпретации фитоценозов и их типов как комбинации синузиальных единиц. Оставив более подробное рассмотрение метода синузий для специальной работы, подчеркнем лишь, что его отвержение в русской геоботанике основано именно на недоучете различий типов растительности.

Наиболее последовательно против метода синузий выступал А. П. Шенников (1964 г.), призывавший к пониманию фитоценоза как целого и писавший о недопустимости трактовки его элементов — синузий как частей, обладающих известной самостоятельностью, а следовательно и своими географическими и сукцессионными закономерностями. Как это ни парадоксально, но именно Шенников, который был выдающимся специалистом в вопросах луговедения, не увидел разницы между лесным и луговым типами и часто механически пытался переносить на луга закономерности и понятия, разработанные применительно к лесной растительности. По аналогии с ярусами лесных фитоценозов, которые являются четко отграниченными в пространстве и образованы растениями разных жизненных форм, имеют свою фитосреду, автономную по отношению к среде всего фитоценоза, Шенников назвал синузиями ярусы лугового травостоя.

Как известно, на лугу разделение видов на ярусы по надземной части не совпадает с их делением на ярусы по подземной части, ярусы образованы растениями разных жизненных форм, систематических и экологических групп и потому никак не могут быть трактованы как синузии. Доказывать же их связь между собой и целостность лугового фитоценоза — это все равно, что «ломиться в открытую дверь». Если понимать синузии по Липпмаа и Сукачеву (Трасс подчеркивает, что в понимании объема синузии у этих ученых много общего), то луг нужно считать односинузиальным типом растительности. И уж если на лугу выделять синузии, то во всяком случае не путем их механического отождествления с ярусами.

Отождествление ярусов лугового травостоя с ярусами леса было подхвачено некоторыми последователями Шенникова, которые, гипертро-

фировав его, довели идею Шенникова до абсурда. Так, Л. И. Номоконов (1959) пишет, что роль злаков и осок на лугу тождественна роли деревьев в лесу (!). Не приходится говорить о порочности подхода к ярусам как к синузиям, если речь идет об агроценозах. А в уже упомянутом докладе Н. С. Камышева (1967 : 9) прямо сказано: «Ярусы следует рассматривать как особые синузии, т. е. как структурные части агроценоза. . .».

В. Н. Сукачев (1950) также высказывался против «метода синузий», но в то же время выделял циклы близнецовых ассоциаций, т. е. ассоциаций, различающихся по составу доминантов древесного яруса, но сходных по характеру живого напочвенного покрова, которые одним фактом своего существования говорят в пользу предложенного Липпмаа метода. «Метод синузий» весьма полезен при систематизации лесных описаний по принципам лесотипологической школы В. Н. Сукачева.

Особенно целесообразно применять метод синузий при классификации лесов, претерпевающих быстрые сукцессионные изменения, что мы встречаем в пойме. Здесь, кроме экологической и фитоценотической замещаемости лесообразующих пород, фактором перекомбинирования синузий выступают смены развития пойменной растительности. Различия длительности жизни деревьев, кустарников и травянистых растений служат причиной особой синузиальной «механики» сукцессий. Травянистый ярус изменяется несравненно быстрее, чем кустарниковый или древесный. Поэтому можно значительно облегчить классификацию, если предварительно формализовать до дискретностей непрерывные ряды изменений в пространстве и во времени отдельно для древостоя и отдельно для травянистого яруса. Нами по доминантам выделяются типы древостоя и по детерминантам — унионы и федерации травянистого яруса, после чего ассоциации и более крупные единицы строятся как бы из «блоков» — единиц классификации синузий. Это позволяет, поместив на одной из осей двумерной схемы типы древостоя, а на другой — федерации и унионы травянистого яруса, строить гомологичные ряды ассоциаций пойменных лесов. Такие ряды помогают не только единообразно называть такие ассоциации, но дают возможность проводить интереснейшие расчеты частот ассоциирования синузий и предсказывать еще не описанные ассоциации. Кстати, метод «решетки» с успехом применял И. Д. Кильдюшевский (1960) для классификации сообществ Верхоянского хребта.

3. Ранги эколого-морфологической классификации

Поставив целью построить классификацию растительности с использованием критериев доминантов и детерминантов, мы стали перед необходимостью пересмотреть существующую систему таксономических единиц, где критерием таксона является общность доминантов.

Узловым таксоном русской классификации является «формация», объединяющая фитоценозы с общим доминантом или группой доминирования в господствующем ярусе. Легкость выделения этой единицы обеспечила формации большую популярность. И тем не менее именно формация является самым большим тормозом при создании последовательной экологической классификации и по своей природе ни в коей мере не может являться ее таксоном. Это хозяйственная и морфологическая категория, но не объединение растительных сообществ с близкой экологией.

Обычно, отстаивая достоинства формации говорят, что для нее характерен определенный географический ареал и определенные экологические пределы распространения образующих ее сообществ (Блюменталь, 1967). Но здесь нет ни малейшего основания для ссылок на фитоценологию и можно только говорить об ареале доминирования одного вида, по которому названа формация, а все остальные виды фитоценозов, входящих в формацию, никакого влияния ни на экологический, ни на географический ареал формации не оказывают.

Формация порождает неразрешимое противоречие между субординационной и экологической стройностью классификации, поскольку эколо-

гические амплитуды многих эвритопных доминантов шире, чем пределы изменения факторов среды более высоких таксономических единиц — групп формаций, их классов и даже типов растительности. Попытки решить это противоречие, сохранив таксон «формация» (отнесение субформаций одной формации к разным вышестоящим рангам), напоминают ситуацию «нос вытащил — хвост завяз» (подробнее см. Миркин, 1965).

Формацию следует сохранить в существующем объеме, но считать не таксоном экологической классификации, а вспомогательной единицей, налагающейся на иерархическую систему, аналогично полосе в системе единиц, принятых при геоботаническом районировании СССР. Формации особенно удобны для предварительной ориентировки в материалах.

Отказ от формации как таксона влечет пересмотр и других единиц, имеющих в основе формацию, — групп формаций, классов формаций. Тип растительности, ассоциация и группа ассоциаций сохранены нами в традиционном для русской геоботаники объеме, но поскольку и при выделении этих единиц появились новые оттенки, рассмотрим применяемую нами систему рангов более подробно.

1. Тип растительности. Выделяется нами по преобладающей жизненной форме без каких-либо существенных отличий от общепринятого объема этого ранга. В поймах Башкирии нами выделены следующие типы: леса, кустарники, луга, степи, болота, прибрежно-водная растительность, растительность полей.

2. Подтип растительности. По объему соответствует классу формаций А. П. Шенникова. Выделяется также по критерию доминантов, отражая существенные различия в характере увлажнения. Таковы подтипы степей, предложенные Е. М. Лавренко (1940), остепненные и настоящие луга А. П. Шенникова. Имеется принципиальная возможность выделения таких подтипов и в типах «леса» и «кустарники». В некоторых типах растительности ранг «подтип» может опускаться.

3. Секция подтипа (класс ассоциаций) — это едва ли не самая спорная единица в предлагаемой нами системе иерархических рангов. Здесь подтипы, выделявшиеся по доминантам, разделяются на экологические группы по критерию детерминантов, которые отражают напряженность ведущих факторов пойменной среды — аллювиальности, увлажнения, засоления и характера использования (последний фактор преимущественно в луговом и степном типах).

Секция называется по одному-двум детерминантам, которые представляют более обширную группу детерминирования, позволяющую относить фитоценоз к секции даже при отсутствии одного из видов, давших название этой единице.

Возможны случаи, когда используются детерминанты-доминанты. Например, такие факторы, как аллювиальность или характер использования, не имеют верных луговых видов, но имеют «верное обилие» некоторых видов. Корневищные злаки-аллювиофилы единично встречаются и в аллювиофобных сообществах второй высотной ступени центральной поймы, но в условиях богатых наилков прирусловья резко увеличивают степень участия. Сугубо сенокосных видов, которые бы отсутствовали на участках с сенокосно-пастбищным использованием, нет, но увеличение их обилия (формирование «листвягов») — надежный критерий для отражения сенокосного происхождения травостоя.

Секция является особо важной единицей в предлагаемой системе; по объему она приближается к ассоциации в объеме школы Браун-Бланке. В лесном и кустарниковом типах растительности секции, выделенные по общности травянистого яруса, совпадают с понятием типа леса Каяндера (Cajander, 1909) и понятием серии С. Я. Соколова (1962 г.) и объединяют фитоценозы, травянистый ярус которых может быть отнесен к одной федерации. Соответственно числу федераций нами выделено девять секций пойменных лесов, названных по детерминантным видам (ежевично-костро-

вая, сытевая, страусниковая, костяничная, дернистоосоковая и др.). Обилие при выделении федераций играет роль только в том случае, если в травянистом ярусе встречены детерминанты двух федераций, что вполне допустимо при быстром темпе сукцессий в пойме. В этом случае предпочтение отдается детерминанту с бо́льшим обилием.

Выделение секций в типе низинных болот проведено так же, как и в лесном типе — по детерминантам. Выделены секции по следующим детерминантам: *Bulboschoenus maritimus*, *Sparganium ramosum*, *Alisma plantagoaquatica*, *Symphytum officinale*, *Carex caespitosa*, *Menyanthes trifoliata*.

Принципы выделения секций луговой (и аналогично — степной) растительности описаны в специальной работе (Миркин, 1965). Полидоминантность луговых ценозов потребовала сгруппировать детерминанты в экологические свиты замещения (термин Ниценко, 1955), объединившие виды со сходной экологией, способные замещать друг друга в пространстве и во времени без существенных изменений среды. Для лугов, степей и болот выделено 16 свит, названных по наиболее распространенному виду. К примеру, свита Filipendula hexapetala включает *Galium verum*, *Phlomis tuberosa*, *Thalictrum minus*, *Trifolium montanum*, *Lathyrus tuberosus*.

Это означает, что если секция остепненных лугов бедной аллювиальности сенокосного использования названа Filipendula hexapetala (подчеркиваются сплошной линией доминанты-детерминанты), то значит, доминировать может любой вид или группа видов из этой свиты.

4. Группа ассоциаций. По объему соответствует формации стенотопного доминанта, «умещающейся» внутри секции, или подформации эвритопного вида, характеризующейся общностью доминантов (одного или группы доминирования) и детерминантов, указывающих на принадлежность к секции. Это наиболее удобная единица для перестройки классификации в хозяйственную типологию, написания географических очерков, построения сукцессионных схем и т. д., поскольку здесь наиболее удачно сочетаются подходы обеих школ, доминантов и детерминантов. При классификации лесов группа ассоциаций объединяет все сообщества с одним типом древостоя и травянистыми ярусами, относимыми к одной федерации.

5. Ассоциация. Выделяется внутри группы ассоциаций по дифференциальному виду, являющемуся также детерминантом. Ассоциация объединяет сообщества с одним доминантом, группой доминирования или сменно-доминантным комплексом в преобладающем по массе ярусе и группой детерминантных видов, отражающих общность условий среды и сходный цикл сезонной и разногодичной изменчивости. Среди детерминантов ассоциации мы находим и детерминанты секции (они же являются детерминантами группы ассоциаций, так как «отсекают» часть формации) и дифференциальный вид, присущий только данной ассоциации. При классификации лесов ассоциация объединяет сообщества с одним типом древостоя и травянистыми ярусами одного униона.

Большую сложность представляет выделение ассоциаций на лугах. Здесь приходится широко привлекать не только экологические свиты замещения (т. е. учитывать возможность изменения структуры при сохранении условий среды), но и выделять сменно-доминантные ассоциации, предложенные Т. А. Работновым (1962).

Сменно-доминантные комплексы устанавливаются нами в ходе стационарных исследований на ключевых участках, но в принципе их выделение возможно и при однократном описании растительности на базе изучения экологических рядов. В условиях поймы такие ряды являются фиксированными в пространстве звеньями сукцессионной серии. Поскольку сукцессии в пойме в основном связаны с развитием пойменного ландшафта и постепенным снятием факторов паводка, неравномерность паводкового режима и постпаводковые колебания климата делают характер смен растительного покрова спиралевидным, подчиняющимся принципу «шаг назад, два шага вперед», причем эти «шаги» и есть ведущая составляющая разногодичной изменчивости пойменных лугов.

Поясним вышесказанное примером. При развитии фации прирусловой поймы и постепенном ее переходе в фацию первой высотной ступени центральной поймы происходит замена костровника луговоовсяничником (мы упрощаем картину только для иллюстрации, так как имеет место несколько звеньев внутри каждой формации). В годы высоких паводков происходят «шаги назад», но новая порция аллювия приподнимает местообитание над уровнем межени и потому в год нормального паводка будет очевиден «шаг вперед». Сукцессия выразится не в непрерывном постепенном увеличении обилия овсяницы и падении обилия костра, а в изменении распределения вероятностей фаз разногодичной изменчивости. Вначале при колебаниях костер—овсяница выше вероятность костра, а затем — луговой овсяницы. В принципе возможно разделить этот отрезок сукцессионной серии на два соответствующих звена, но это крайне затруднительно, потому мы выделяем всего лишь один сменно-доминантный комплекс и соответственно — ассоциацию.

Возможны и другие причины сменно-доминантности, например острая переменность водного режима (комплексы с лисохвостом в логах) и проявления биологических ритмов — «клеверные годы». Но преобладающим типом комплексов в пойменных лугах будет упомянутый климатогенный тип флуктуаций на стыке звеньев сукцессионной серии.

Сменные доминанты подчеркиваются прерывистой чертой. В сорно-полевых ценозах ассоциации выделяются только по детерминантам, например: Mulgedium tataricum+ Lathyrus tuberosus; Stachys palustris+ Potentilla anserina; Silene procumbens- Mentha arvensis.

6. Доминантная модификация — самая низкая таксономическая единица, анализ которой, как правило, не проводится. Доминантная модификация отражает те колебания обилия видов, которые не имеют существенного индикаторного значения. В пойменных лесах ярким примером тому будет повышение обилия крапивы *Urtica dioica* или будры *Glechoma hederacea*, на лугах — колебания соотношения обилия видов внутри одной экологической свиты. Несомненный интерес представляет модификация лишь при рассмотрении сорно-полевой растительности, где служит основой выделения хозяйственных типов для разработки мер борьбы с засоренностью полей.

Кроме того, возможны вспомогательные единицы для отражения тонких географических различий. Так, при рассмотрении лугов и степей мы в некоторых ассоциациях выделяем географический «вариант ассоциации». Например, между сообществами перистоковыльно-типчаковой ассоциации степного отрезка поймы р. Белой и грив северных пойм Ая и Юрюзани существенна разница в видовой насыщенности (в среднем 10—15 видов), но состав доминантов и детерминантов сохраняется постоянным.

Система из шести иерархических единиц, четыре из которых выделены по доминантам (тип, подтип, группа ассоциаций, доминантная модификация) и две по детерминантам (секция, ассоциация) может упрощаться. О возможности опускания ранга «подтип» уже говорилось. При классификации сорно-полевой растительности невозможность (точнее абсурдность) использования критерия доминантов для выделения единиц крупнее, чем доминантная модификация, позволяет опустить ранги не только подтипа, но и группы ассоциаций. Выделение секций сорно-полевой растительности вполне возможно для отражения участков засоленной пашни, пашни прирусловья, незасоленных участков центральной поймы с богатыми поймами, аналогичной с бедными и т. д., но собранные нами материалы характеризовали только пашню второй высотной ступени центральной поймы без существенных признаков засоления и с достаточно однородной короткой поемностью. Поэтому отпала необходимость и в выделении секций сорно-полевой растительности, которая классифицирована нами по системе из трех рангов: тип, ассоциация, доминантная модификация.

Завершая рассмотрение основных моментов построения классификации по смешанному доминантно-детерминантному принципу, проиллюстрируем их несколькими фрагментами из классификации растительности пойм в Башкирской АССР.[1]

Общее количество всех выделенных ассоциаций — 221, в том числе лесных — 112, кустарниковых — 18, луговых — 40, степных — 8, растительности полей — 4. Увеличение числа лесных ассоциаций связано с «перекомбинированием» типов древесного яруса и унионов травянистой синузии.

Как указывалось выше, при наименовании ассоциаций, их групп и секций для травянистой растительности устойчивые доминанты подчеркнуты сплошной линией, неустойчивые — прерывистой. Все виды, входящие в название таксонов, соединены знаком «плюс» и расположены в порядке убывания обилия (если оно учитывается). Доминанты лесов в силу их очевидности не подчеркиваются.

Фрагменты классификации растительности пойм БАССР
(две секции лесов и один подтип лугов)

Тип растительности: леса (Silvae)

Секция: Aegopodium podagraria
гр. ассоциаций: Populus nigra+Ae. podagraria
ассоциация: P. nigra+Ae. podagraria+Dactylis glomerata
гр. ассоциаций: Populus alba+Ae. podagraria
ассоциация: P. alba+Ae. podagraria+Brachypodium pinnatum
гр. ассоциаций: Ulmus laevis+Ae. podagraria
ассоциации: U. laevis+Ae. podagraria
U. laevis+Ae. podagraria+Filipendula ulmaria
U. laevis+Ae. podagraria+Struthyopteris filicastrum
U. laevis+Ae. podagraria+Dactylis glomerata
U. laevis+Ae. podagraria+Plantago media
гр. ассоциаций: Alnus incana+Ae. podagraria
ассоциации: A. incana+Ae. podagraria
A. incana+Ae. podagraria+Pteridium aquilinum
A. incana+Ae. podagraria+D. glomerata
гр. ассоциаций: Tilia cordata+Ae. podagraria
ассоциации: T. cordata+Ae. podagraria+S. filicastrum
T. cordata+Ae. podagraria+P. aquilinum
T. cordata+Ae. podagraria+B. pinnatum
гр. ассоциаций: Quercus robur+Ae. podagraria
ассоциации: Q. robur+Ae. podagraria
Q. robur+Ae. podagraria+S. filicastrum
Q. robur+Ae. podagraria+B. pinnatum
Q. robur+Ae. podagraria+D. glomerata
гр. ассоциаций: T. cordata+Q. robur+Ae. podagraria
ассоциация: T. cordata+Q. robur+Ae. podagraria+F. ulmaria

Секция: Rubus saxatilis
гр. ассоциаций: T. cordata+R. saxatilis
ассоциации: T. cordata+R. saxatilis+Ae. podagraria
T. cordata+R. saxatilis+Impatiens nolitangere
гр. ассоциаций: Quercus robur+R. saxatilis
ассоциации: Q. robur+R. saxatilis+S. filicastrum
Q. robur+R. saxatilis+Ae. podagraria
Q. robur+R. saxatilis+P. media
гр. ассоциаций: Q. robur+T. cordata+R. saxatilis
ассоциации: Q. robur+T. cordata+R. saxatilis
Q. robur+T. cordata+R. saxatilis+S. filicastrum
Q. robur+T. cordata+R. saxatilis+P. media

[1] Классификация лесов и кустарниковой растительности составлена совместно с Н. Г. Ишбулатовой, которой автор выражает признательность за разрешение воспользоваться ее материалами.

гр. ассоциаций: Populus tremula+R. saxatilis
ассоциация: P. tremula+R. saxatilis+Ae. podagraria
гр. ассоциаций: Picea excelsa+R. saxatilis
ассоциация: P. excelsa+R. saxatilis+Ae. podagraria

Тип растительности: луга (Prata)
Подтип: настоящие луга (Prata genuina)

Секция: Bromus inermis
гр. ассоциаций: B. inermis
ассоциации: B. inermis+Petasites spurius
B. inermis
B. inermis+Potentilla anserina
B. inermis+Poa angustifolia
B. inermis+Festuca pratensis
B. inermis+Alopecurus pratensis
гр. ассоциаций: Brachypodium pinnatum
ассоциация: B. pinnatum+B. inermis

Секция: Sanguisorba officinalis
гр. ассоциаций: S. officinalis
ассоциация: S. officinalis+F. pratensis

Секция: Festuca pratensis
гр. ассоциаций: F. pratensis
ассоциации: F. pratensis+S. officinalis
F. pratensis+Deschampsia caespitosa
F. pratensis+Trifolium repens
F. pratensis+A. pratensis

Секция: Agropyron repens+Cirsium esculentum
гр. ассоциаций: A. repens
ассоциации: A. repens+C. esculentum
A. repens+A. ventricosus
гр. ассоциаций: Festuca orientalis
F. orientalis+Plantago cornutii
F. orientalis+Hordeum brevisubulatum

Секция: Trifolium repens
гр. ассоциаций: T. repens+Potentilla anserina
ассоциации: T. repens+P. anserina
T. repens+D. caespitosa

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1966). О единстве непрерывности и дискретности в растительном покрове. В сб.: Философские проблемы современной биологии. — Блюменталь И. Х. (1967). Вопросы классификации растительности. Докл. на соиск. уч. ст. докт. биолог. наук. — Василевич В. И. (1966). Что считать естественной классификацией. В сб.: Философские проблемы современной биологии. — Ипатов В. С., Б. М. Миркин. (1962). Рецензия на работу Л. И. Номоконова «Пойменные луга Енисея». Бот. журн., 9. — Исаченко Т. И., Е. И. Рачковская. (1961). Основные зональные типы степей Северного Казахстана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, 13. — Камышев Н. С. (1967). Принципы систематизации агробиогеоценозов. Тезисы I Межвузовск. совещ. по вопросам агрофитоценологии. Казань. — Кильдюшевский И. Д. (1960). Формирование растительности Юго-Восточной части Верхоянского хребта в разных условиях среды. В сб.: Проблемы ботаники, V. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В сб.: Растительность СССР, 2. — Марков М. В. (1954). Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР. — Миркин Б. М. (1965). Об экологических классификациях пойменных лугов. Бот. журн., 3. — Ниценко А. А. (1955). Растительность Ленинградской области. Автореф. докт. дисс. Л. — Ниценко А. А. (1962).

О фитотопологических классификациях растительности. В сб.: Вопросы классификации растительности. — Н и ц е н к о А. А. (1966). О критериях выделения растительных ассоциаций. Бот. журн.. 8. — Н о м о к о н о в Л. Ч. (1959). Пойменные луга Енисея. — П о г р е б н я к П. С. (1956). Основы лесной типологии. — Р а б о т н о в Т. А. (1962). Изменчивость луговых ценозов и ее значение для практики геоботанических исследований. В сб.: Геоботаническое изучение лугов. — Р а м е н с к и й Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. — Р а м е н с к и й Л. Г., И. А. Ц а ц е н к и н и др. (1956). Экологическая оценка естественных кормовых угодий по растительному покрову. — С у к а ч е в В. Н. (1950). О некоторых основных вопросах фитоценологии. В сб.: Проблемы ботаники, I. — Т р а с с Х. Х. (1964). Теоретическое обоснование применения метода синузий. В сб.: Изучение растительности острова Сааремаа. — Т р а с с Х. Х. (1966). О дискретности и непрерывности растительного покрова. В сб.: Естественные кормовые угодья СССР. — Ч а с о в е н н а я А. А. (1967). О понятии культурфитоценоз. Тезисы I Межвузовск. совещ. по вопросам агроценологии. — Ш е н н и к о в А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В сб.: Растительность СССР, 2. — Ф р е й Т. Э. (1967). О математико-фитоценологических методах классификации растительности. Автореф. канд. дисс. — B r a u n - B l a n q u e t J. (1964). Pflanzensociologie. — C a j a n d e r A. K. (1909). Über Waldentypen. — W h i t t a k e r R. H. (1962). Classification of natural communities. Bot. Review, 28, 1.

г. Уфа. (Получено 12 VI 1967).

SUMMARY

The principal aspects of the ecological classification of plant communities, the concepts of dominants and determinants are discussed. The objective character of the causes of the development of different trends in the classification is pointed out and the conclusion is drawn about the expediency of elaboration of such systems in which both criteria, of dominants and of determinants, are used. Specific features of the classification of phytocoenoses with different degrees of stability of the dominants are considered and a system of units comprising 6 ranks is proposed. Ranks 1, 2, 4 and 6 are distinguished on the basis of the dominant species while the ranks 3 and 5 are distinguished on the basis of the determinants.

УДК 582.675.1 (231.851)

К. Н. Игошина

О ВИДАХ РОДА *TROLLIUS* L. НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

С 4 рисунками

K. N. IGOSHINA. ON THE SPECIES OF *TROLLIUS* IN THE POLAR URALS

В литературе по флоре и растительности Урала упоминаются три вида купальниц: *T. europaeus* L., *T. asiaticus* L., *T. altaicus* C. A. Mey.

Trollius asiaticus L. приводится А. Шренком (1855 : 383, 390) для равнинных тундр Полярного Приуралья, близ рек Силовы (Силвы) и Сибирчаты (Сиртеты). С. И. Коржинский (1898 : 17) ссылается на сборы П. Палласа близ Уфы, сборы И. Лепехина в Верхотурском округе близ Фоминского и сборы Н. И. Кузнецова на рр. Лозьве и Сосьве. П. В. Сюзев (1912) приводит уже упоминавшиеся выше данные Лепехина и Кузнецова. В. С. Говорухин (1937 : 273), кроме ссылок на Лепехина и Кузнецова, приводит ряд новых данных о распространении азиатской купальницы для низовий р. Щучьей (Полярный Урал), низовий Оби, берегов Карского моря, полуострова Ямал и западного берега Тазовской губы. П. Н. Крыловым во «Флоре Западной Сибири» (1931, 5 : 1121) отмечаются два изолированных района распространения азиатской купальницы, из них западный район охватывает восточную часть Полярного и Северного Урала, Землю Самоедов, Ямал, о. Вайгач, кроме того, приводятся данные, уже известные из публикаций Говорухина и Коржинского. И. А. Перфильев (1936, 2—3 : 112) первый высказывает сомнение в присутствии *T. asiaticus* на Урале, считая, что все показания, приводимые для Полярного Урала и Приуралья, должны быть отнесены к выделенному им таксону *Trollius europaeus* L. var. *apertus* Perf. А. И. Толмачев (1936) также убедился, что его сборы купальниц с о. Вайгач не принадлежат к *T. asiaticus*. Проверка гербарного материала, находящегося в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, показала, что к *T. asiaticus* с некоторой натяжкой относятся лишь образцы с Ямала, Обской губы, Тазовской губы и редкие и не типичные экземпляры с Полярного Урала.

Trollius altaicus C. A. Mey. неоднократно приводится в публикациях Б. Н. Городкова (1926 : 23, 30, 37, 51) для горных тундр вдоль Елецкого пути, т. е. вдоль р. Соби на Полярном Урале. В. Б. Сочавой (1933 : 568) алтайская купальница указывается для горных лугов и тундр в истоках рек Щугора и Сев. Сосьвы. Е. Л. Любимова (1955 : 222, 224) приводит ее для субальпийских лугов в бассейне р. Торговой на Приполярном Урале. Гербарные экземпляры из сборов Городкова и Сочавы, определенные ими вначале как *T. altaicus*, позднее Городковым были переопределены как *T. uralensis* Gorodk. — вид, который остался неописанным. И. А. Перфильев все названные сборы Городкова и Сочавы отнес к *T. europaeus* L. var. *apertus*, что в большинстве случаев подтверждается и нашими исследованиями. Сборы Любимовой, отсутствующие в гербарии БИНа, также, по-видимому, относятся к выделенному Перфильевым таксону.

Таким образом, на Полярном и Приполярном Урале алтайская купальница отсутствует. Однако гербарный материал с Южного Урала, собранный в Ильменском заповеднике Л. Н. Тюлиной, правильно отнесен Н. В. Шипчинским (1937) к *T. altaicus*, границы распространения которого на Урале пока остаются не выясненными.

Trollius europaeus L., согласно многим литературным источникам, считается широко распространенным от Полярного до Южного Урала. Это, по-видимому, остается справедливым для лесных и лесостепных районов Урала. В тундровых же и субальпийских ландшафтах Полярного и Приполярного Урала (а отчасти на лесном восточном склоне Северного Урала) распространено растение с полуоткрытым околоцветником, в окраске которого появляются оранжевые тона, и с более крупными лепестками, превышающими по длине тычинки. Это таксон, описанный И. А. Перфильевым в качестве разновидности европейского вида — *Trollius europaeus* L. var. *apertus* Perf. (1936, 2—3 : 112). В гербарии Коми-филиала Академии наук СССР (г. Сыктывкар) хранится образец того же растения с этикеткой «*Trollius apertus* Perf.». По-видимому, И. А. Перфильев пришел к выводу, что описанный им первоначально в качестве разновидности уральский таксон заслуживает видового ранга, но не успел обнародовать эту комбинацию. На основе изучения массового материала по уральским представителям рода *Trollius* в природе и в Гербарии БИНа мы также пришли к выводу о видовой самостоятельности данного таксона, за которым целесообразно закрепить предложенное И. А. Перфильевым название. Латинский диагноз *T. apertus* приводится в конце настоящей статьи. Как показал изученный нами материал, *T. apertus* широко распространен на Полярном Урале и обладает признаками промежуточного характера между *T. europaeus* и *T. asiaticus*, он представлен большим разнообразием комбинаций их признаков. Но прежде чем заняться *T. apertus*, необходимо уяснить особенности уральских популяций *T. europaeus* и *T. asiaticus*. С этой целью просмотрено 93 гербарных экземпляра купальниц, собранных нами и другими коллекторами в разное время на Полярном Урале, и более 500 экземпляров живых растений из 6 пунктов Полярного Урала. Четыре пункта находились на западной стороне Урала в подгорных лугах вдоль притоков р. Соби, на высоте около 200 м над ур. м., близ поселков 98-й, 101-й км и под Заячьей горой; два участка находились по восточной окраине хребта, один в логу близ поселка Красный камень, другой в 2 км от предыдущего на вершине горы Яр-Кеу, близ снежных пятен, на высоте около 500 м над ур. м. Во всем этом материале оказалось очень мало типичных растений *T. europaeus* и *T. asiaticus*; из 93 гербарных экземпляров купальниц лишь 20 принадлежали к европейскому виду и всего 4 к азиатскому; из 530 живых растений 34 обладали признаками более или менее типичного *T. europaeus* и 9 были близки к *T. asiaticus*. Весь прочий материал не укладывался в рамки совокупности признаков, свойственных этим видам.

Уральские образцы *T. europaeus* сравнивались с образцами из окрестностей Ленинграда, а экземпляры *T. asiaticus* — с растениями из-под Иркутска и с Ямала. Основное внимание было уделено изучению цветка, особенно размерам, форме и окраске лепестков (нектарников), которые в систематике рода *Trollius* играют особо важную роль.

Главное отличие уральских растений *T. europaeus* от ленинградских состоит в величине лепестков (табл. 1, рис. 1 и 2), которые в среднем на 2 мм длиннее и на 0.1—0.2 мм шире; и если у первых растений лепестки доходят до основания пыльников, то у вторых они достигают середины пыльников или равны по длине всей тычинке. Этот признак — одинаковая длина лепестков и тычинок — отмечен П. Н. Крыловым для растений Западной Сибири (1931). У ленинградских растений лепестки достигают лишь одной трети длины чашелистиков, у уральских — половины; цвет лепестков уральских растений более интенсивно оранжевый; размеры цветка и чашелистиков там и тут заметно варьируют; число чашелистиков почти одинаково, но с более широкой амплитудой изменчивости на Урале;

цветки у тех и других растений закрытые, с чашелистиками интенсивного лимонно-желтого цвета; число цветков на одном стебле у ленинградских растений больше: из 20 экземпляров у 10 было по два цветка, у трех по три, а на Урале из 34 экземпляров у двух было по три цветка, у одного два цветка; по общему облику те и другие растения сходны. На Полярном

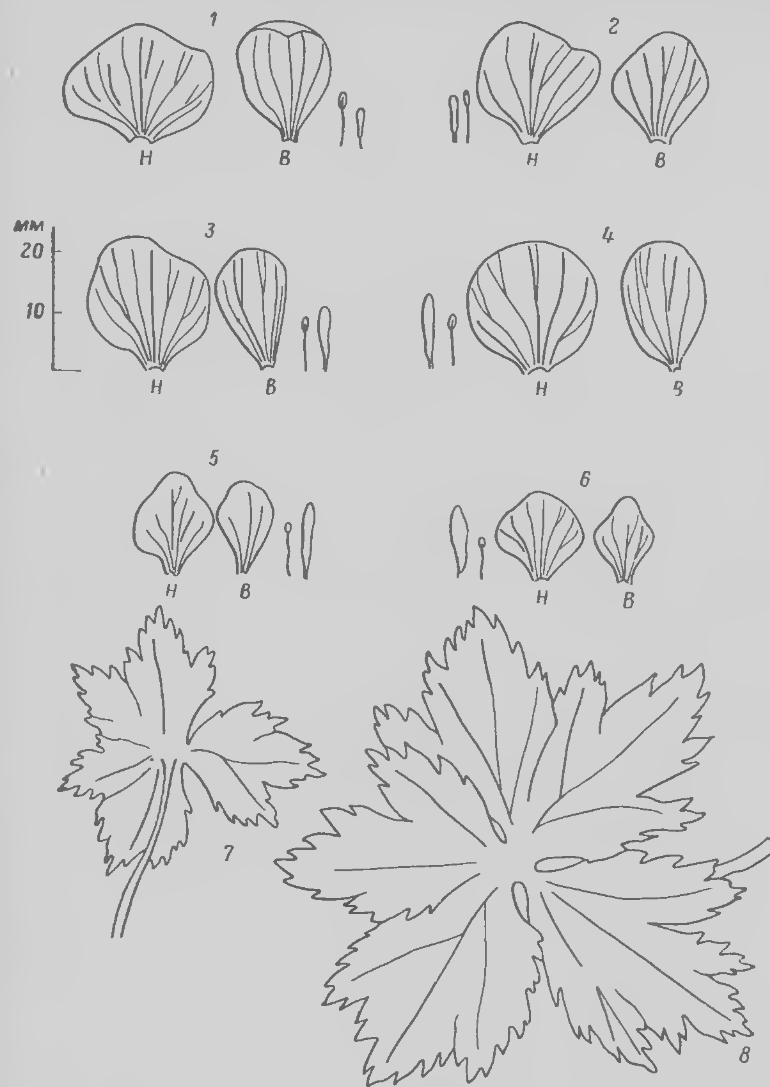


Рис. 1. Форма и размеры лепестков, тычинок, чашелистиков и листьев у разных видов *Trollius*.

1 — *T. europaeus* L. (окрестности Ленинграда); *2* — *T. europaeus* L. (Полярный Урал); *3* — *T. apertus* Perf. с желтыми чашелистиками (Полярный Урал); *4* — *T. apertus* Perf. с оранжевыми чашелистиками (Полярный Урал); *5* — *T. asiaticus* L. (Полярный Урал); *6* — *T. asiaticus* L. (Ямал); *7* — лист *Trollius asiaticus* L. (Ямал); *8* — лист *T. apertus* Perf. (Полярный Урал). *Н* — наружные чашелистики; *В* — внутренние чашелистики.

Урале *T. europaeus* наиболее характерна для подгорных логов западной части хребта; так, среди 230 просмотренных растений 30 принадлежали ей, тогда как на восточной стороне хребта (окрестности поселка Красный камень) из 300 изученных растений всего четыре были близки к европейскому виду, из них лишь одно было с горных лугов. Сборы из разных пунктов Урала обнаруживают межпопуляционные отличия, например: близ пос. 98-й километр растения обладали более крупными лепестками и тычинками, лепестки были почти равны по длине тычинкам; на участке близ

101-го км преобладали растения с мелкими цветками, с меньшим числом чашелистиков и короткими лепестками, едва достигавшими пыльников.

Далее остановимся на особенностях уральских и ямальских растений *T. asiaticus* в сравнении с иркутскими образцами (табл. 2). Основное отличие *T. asiaticus* от *T. europaeus* состоит в величине и форме оранжево-красных лепестков, вдвое превышающих тычинки и равных по длине чашелистикам, в оранжево-красной окраске чашелистиков и открытом околоцветнике; продолговатые лепестки их расширены в верхней четверти или трети до 2—3 мм, вниз постепенно сужены до 0.5 мм в ноготке и обладают притупленноклиновидной верхушкой; пыльники их короткие, нити тычинок оранжевые; число чашелистиков больше, чем у *T. europaeus*. На Урале

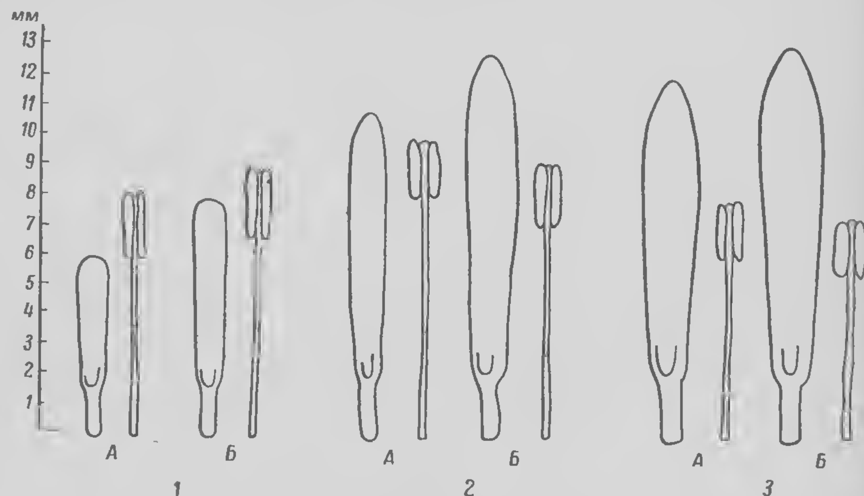


Рис. 2. Форма и размеры лепестков и тычинок у видов рода *Trollius* L.

1 — *T. europaeus* L. (*А* — из окрестностей Ленинграда, *Б* — с Полярного Урала); 2 — *T. apertus* Perf. с Полярного Урала (*А* — мелколепестная форма, *Б* — крупнолепестная форма); 3 — *T. asiaticus* L. (*А* — с Урала, *Б* — с п-ова Ямал).

более или менее типичная форма *T. asiaticus* встречается не часто (из 630 изученных экземпляров — 13), заметнее распространены формы, близкие к ней, с лепестками на полсантиметра короче чашелистиков. Уральские растения сходны с тазовско-ямальскими и отличаются от иркутских более мелкими размерами всех частей растения, скорее оранжевой, нежели красной окраской околоцветника; это невысокие растения (20—30 см) с небольшим числом прикорневых листьев, со слабо расчлененной пластинкой листа, с 3—5 ромбическими, прилегающими друг к другу долями, с немногочисленными зубцами по краям. Иркутские растения имели прикорневые листья с пластинками типа *angustisecta* с пятью расчлененными, отстоящими друг от друга ромбическими долями, с острыми, обращенными наружу зубцами по краям. Таким образом, уральские и ямальские растения представляют особую, требующую дальнейшего изучения форму азиатской купальницы. На Полярном Урале *T. asiaticus* собрана на нивальных лужайках на вершинах гор Яр-Кеу и Нядомбой-Из. Близкие к нему формы более распространены в восточной части хребта, в противоположность *T. europaeus*, тяготеющему к западному склону хребта.

Обратимся далее к господствующей на Полярном Урале *T. apertus*, обладающей признаками промежуточного характера между европейской и азиатской купальницами.

В табл. 3—6 дана количественная характеристика элементов цветка этого растения. В табл. 3 приведены результаты промеров 67 цветков, выполненных по гербарному материалу с Полярного Урала, куда, кроме наших сборов, включены также сборы Б. Н. Городкова, В. Б. Сочавы, В. Н. Сукачева. В табл. 4 даны промеры живого материала (около 500 цветков) с Полярного Урала. Для сравнения промеров живого и сухого мате-

[illegible] по образцам из Ленинградской области и с Полярного Урала

Сравниваемые показатели		Типические и крайние значения признаков			
		Ленинградской области		Полярного Урала	
		20 гербарных экземпляров	20 живых растений	20 гербарных экземпляров	34 живые растения
Диаметр цветка (в см).		3.5 (3—4) / 2.5—4.5	—	3.5 (3—4.5) / 3—4.5	*3.3 (3—4) / 2—4.3
Чашелистики.	Число.	11.1 (10) / 9—14	12.1 (11—13) / 8—16	12.7 (11—14) / 10—16	12.3 (10—13) / 9—22
	Длина (в мм).	17 (15—20) / 11—21	—	17 (20) / 11—20	*16.2 (13—18) / 8—20
	Цвет.	Желтый	Желтый	Желтый	Желтый
Лепестки.	Длина (в мм).	6.1 (6) / 5—8	6 (5—6) / 5—7.5	7.9 (7—9) / 6—10	9.1 (6—12) / 6—12
	Ширина (в мм).	0.8 (0.8) / 0.5—1.1	1.1 / —	1.1 (1) / 1—1.8	1 (1) / 1—1.3
	Цвет.	Светло-оранж.	Светло-оранж.	Оранжевый	Оранж. — 24 Желтый — 7 Красно-оранж. — 2
Тычинки.	Длина в целом (в мм).	8.3 (7—9) / 6.5—11	8.4 (7.5—10) / 5.5—10	8.9 (9—10) / 8—10	9.4 (8—10) / 7—12
	Длина пыльников (в мм).	2.5 (2.8) / 2.2—3	2.5 (2.5—3) / 2.5—3	2.3 / 2—3	2.1 (2—2.2) / 1.5—3
	Цвет нитей.	Желтый	Желтый	Желтый	Желтый — 32 Оранжевый — 1
Превышение длины лепестков над длиной тычинок (в мм).		< 2.3	< 2.4	< 1	< 0.5
Отношение длины лепестков к длине чашелистиков.		0.3	—	0.4	0.5

Примечание. Во всех таблицах в числителе приводятся средние арифметические, в скобках — наиболее часто встречающиеся значения признаков, в знаменателе — крайние значения признаков; цифры, отмеченные звездочкой, относятся к гербарным образцам.

ТАБЛИЦА 2

Особенности элементов цветка у *Trollius asiaticus* L. (и близких к нему форм) по образцам из Сибири, Ямала и Полярного Урала (по гербарному материалу)

Сравниваемые показатели		Типические и крайние значения признаков цветка				
		Иркутской области	Ямала	Полярного Урала		
		20 экз.	15 экз.	4 экз.	9 экз.	21 экз.[1]
Диаметр цветка (в см).		4.1 (4) / 3.5—5	3 (2.5—3) / 2.5—4	2.7 (2.5—3) / 2.5—3	3.7 (3.2—4.5) / 2.5—4.5	3.7 (3.5) / 2.8—4
Чашелистики.	Число.	13.4 (12—14) / 11—18	14.5 (12—15) / 10—20	14 (13—15) / 13—15	16 (17—18) / 10—19	12.7 (11—13) / 8—18
	Длина (в мм).	18.6 (20) / 15—21	13 (15) / 9—18	12.2 (11) / 11—15	15.5 (16) / 11—21	18 (18) / 14—23
	Цвет.	Оранжево-красн.	Красно-оранж.	Оранжевый — 3 Желтый—1	Оранжевый — 4 Желтый — 2 Красно-оранж. — 3	Оранжевый — 12 Красно-оранж. — 9
Лепестки.	Длина (в мм).	16.8 (15—18) / 14—21	12.4 (13) / 9—16	11.4 (11) / 9.5—14	13.1 (13) / 8—17	13.1 (13—14) / 10—16
	Ширина (в мм).	1.8 (1.8—2) / 1—3	2.2 (2) / 1.5—2.8	1.7 (2) / 1.2—2	1.8 (1.8—2) / 1.2—2.2	1.9 (1.5—2.8) / 1.3—2.8
	Цвет.	—	—	—	Оранжево-красн. — 7 Оранжевый — 2	Оранжево-красн. — 20 Оранжевый — 1
Тычинки.	Общая длина (в мм).	9.1 (9) / 7—10	7.3 (6—8) / 5—10	8.1 (8) / 7—9	8.3 (9) / 5—10	8.3 (8) / 7—10
	Длина пыльников (в мм).	—	— / 1.5—2	— / 1.5—2	1.9 (2) / 1.5—2	1.9 (2) / 1.5—2
	Цвет нитей.	Оранжевый	Оранжевый	Оранжевый	Оранжевый — 7 Желтый — 2	Оранжевый — 19 Желтый — 2
Превышение длины лепестков над длиной тычинок (в мм).		>7.7	>[illegible]	>3.3	>4.8	>4.8
Отношение длины лепестков к длине чашелистиков.		0.9	0.9	0.9	0.8	0.7

ТАБЛИЦА 3

Особенности элементов цветка у Trollius apertus Perf. по образцам с Полярного Урала, отличающимся по цвету чашелистиков (по гербарному материалу)

Сравниваемые показатели		Типические и крайние значения признаков цветка				
		17 экз.	18 экз.	18 экз.	14 экз.[1]	67 экз. (весь материал)
Диаметр цветка (в см).		3.4 (3.5—3) / 2—5	4.3 (4) / 3.5—6	3.9 (4) / 3.5—4.5	4 (4—4.5) / 3—5	3.7 (4) / 2—6
Чашелистики.	Число.	13.3 (12—14) / 8—10	13.4 (15) / 11—18	13.3 (12—13) / 10—16	14 (14) / 12—17	13.4 (12—14) / 8—18
	Длина (в мм).	18 (15—20) / 12—25	20.4 (18) / 17—26	18.8 (18—20) / 17—21	19.6 (20) / 15—22	19.2 (18—20) / 12—26
	Цвет.	Неизвестен, цветки побурели	Желтый	Оранжевый	Оранжевый	Неодинаковый
Лепестки.	Длина (в мм).	11.3 (11; 13) / 7—14	12.2 (12—12.5) / 10—15.5	11.5 (11—12) / 10—12	14.4 (14—15) / 10.5—17.5	12.3 (12) / 7—17.5
	Ширина (в мм).	1.3 (1.2; 1.5) / 1—1.8	1.5 (1—1.8) / 1—2	1.5 (1.5—1.8) / 1.2—2	1.8 (2) / 1.3—2.5	1.5 (1.5—2) / 1—2.5
Тычинки.	Общая длина (в мм).	8.2 (8—9) / 6—10	9.1 (9—10) / 8—10	8.7 (9) / 8—10	9.2 (9—10) / 8—12	8.8 (9) / 6—12
	Длина пыльников (в мм).	2.2 / 1.8—2.5	—	—	1.7 / 0.8—2.2	2 / 0.8—2.5
Превышение длины лепестков над длиной тычинок (в мм).		>3.1	>3.1	>2.8	>5.2	>3.4
Отношение длины лепестков к длине чашелистиков.		0.6	0.6	0.6	0.6	0.6

1 Во всей этой графе — образцы с наиболее крупными лепестками, близкие к *T. asiaticus*.

ТАБЛИЦА 4

Особенности элементов цветка у *Trollius apertus* Perf. по образцам из разных локальных популяций с Полярного Урала (по живому материалу)

Сравниваемые показатели		Типические и крайние значения признаков цветка у растений из шести разных участков с Полярного Урала						
		1) пос. 98-й км	2) пос. 101-й км	3) под Заячьей горой	4) под Буровой горой	5) под Красным камнем	6) на горе Яр-Кеу	весь материал
		91 экз.	44 экз.	32 экз.	37 экз.	61 экз.	230 экз.	495 экз.
Диаметр цветка (в см).		3.3 (3—3.5) / 3—4	—	3.8 (3.5—4) / 3.5—4	—	3 (2.5—3.5) / 2.5—4.5	2.9 (3) / 2.2—4	3 (3.5) / 2.2—4.5
Чашелистики.	Число.	13.9 (11—15) / 9—23	13.8 (9—14) / 9—23	17.4 (15; 18) / 15—22	13.8 (11—15) / 10—20	¥4.6 (12—17) / 9—22	15.1 (11—18) / 8—25	14.8 (11—18) / 8—25
	Длина (в мм).	—	—	—	—	22.5 (22—25) / 18—25	19.8 (20) / 15—27	20 (18—23) / 15—27
	Цвет.	Желтый — 45 Оранжевый — 46	Желтый — 9 Оранжевый — 28 Красно-оранж. — 7	Желтый — 21 Оранжевый — 11	Желтый — 31 Оранжевый — 6	Желтый — 21 Оранжевый — 23 Красно-оранж. — 17	Желтый — 83 Оранжевый — 93 Красно-оранж. — 54	Желтый — 210 Оранжевый — 207 Красно-оранж. — 78
Лепестки.	Длина (в мм).	11.7 (10—12) / 8—16	12.4 (10—13) / 8—17	13.1 (12—14) / 6—12	12 (11—13) / 8—15	12.6 (11—14) / 9—17	12.9 (11—15) / 10—19	12.5 (11—13) / 8—19
	Ширина (в мм).	1.5 (1.2—2) / 1—2.2	1.8 (1.5—2.5) / 1—3	1.8 (2—2.2) / 1—3	1.7 (1.5—2.5) / 1—3	1.8 (1.5—2.5) / 1—4	2 (2) / 1—3.3	1.8 (1.5—2.5) / 1—4
	Цвет.	Желтый — 3 Оранжевый — 43 Оранж.-красн. — 39	Желтый — 3 Оранжевый — 14 Оранж.-красн. — 23	Желтый — 6 Оранжевый — 20 Оранж.-красн. — 6	Желтый — 2 Оранжевый — 27 Оранж.-красн. — 8	Оранжевый — 19 Оранж.-красн. — 42	Желтый — 6 Оранжевый — 61 Оранж.-красн. — 163	Желтый — 20 Оранжевый — 184 Оранж.-красн. — 281
Тычинки.	Общая длина (в мм).	10.7 (10—12) / 7—13	9.7 (9—12) / 7—12	10.8 (10—12) / 8—12	9.9 (10—11) / 6—12	9.6 (9—10) / 8—11	9 (8—10) / 6—11	9.6 (9—12) / 6—13
	Длина пыльников (в мм).	2.3 (2—2.5) / 2—3	2 (2) / 1.5—2.2	2.1 (2) / 2—2.5	2 (1.5—2.5) / 2—2.5	2 (1.8—2) / 1.5—3	1.9 (2) / 1.5—3	2 (2) / 1.5—3
	Цвет нитей.	Желтый — 67 Оранжевый — 24	Желтый — 12 Оранжевый — 14	Желтый — 29 Оранжевый — 3	Желтый — 22 Оранжевый — 15	Желтый — 15 Оранжевый — 46	Желтый — 56 Оранжевый — 168	Желтый — 199 Оранжевый — 269
Превышение длины лепестков над длиной тычинок (в мм).		0.9	2.6	2.4	2.1	3	3.9	2.9
[illegible]						0.5	0.6	0.6

риала найден линейный коэффициент усыхания, равный примерно 0.81 мм на каждые 10 мм. Диаметры цветка у сухих и живых растений несравнимы, так как сухой цветок в гербарии всегда расплющен.

Рассмотрим признаки цветка, наиболее характерные для уральской купальницы (*T. apertus*). Цветок полуоткрытый или открытый (рис. 3), диаметром в живом состоянии 3 см, в сухом — около 4 см. Число чашелистиков 13—15, т. е. больше, чем у *T. europaeus*, и примерно одинаковое с таковым у *T. asiaticus*; преобладающая форма их овальная, длина внутренних чашелистиков 19 мм; окраска их у разных растений сильно варьирует от преобладающей ярко-желтой, светло-оранжевой или оранжевой до красновато-оранжевой; оранжевые оттенки в окраске чашелистиков более свойственны восточным популяциям, желтые — западным. Лепестки длиной 12—13 мм, шириной 1.3—2 мм, на 3—4 мм длиннее тычинок (у европейского вида они короче тычинок, шириной не более 1 мм); у растений западных популяций они короче и уже, у восточных — длиннее и шире; по форме лепестки близки к лепесткам *T. asiaticus*, они продолговатые (до ланцетных) с наибольшей шириной в верхней четверти (от 1 до 3 мм), на верхушке притупленноклиновидные (у *T. europaeus* округлены), вниз постепенно сужены до 0.5 мм в ноготке, с медовым желобком, находящимся на высоте 1.5—2 мм; цвет лепестков варьирует от оранжево-красного, красновато-оранжевого до оранжевого, редко — желтого; в восточных популяциях. две трети которых составляли растения с оранжевыми чашелистиками, лепестки у 70% экземпляров были оранжево-красными, у прочих оранжевыми; в западных популяциях, в которых господствовали растения с желтыми чашелистиками, чаще встречались оранжевые лепестки (54%), чем оранжево-красные (39%). Тычинки в зрелом состоянии длиной около 9 мм; зрелые пыльники кремового цвета, длиной ±2 мм, короче, чем у *T. europaeus*, и длиннее, чем у *T. asiaticus*; тычиночные нити у желтых цветков чаще желтые, у оранжевых цветков обычно оранжевые (признак, свойственный *T. asiaticus*).

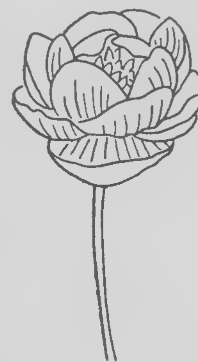


Рис. 3. Цветок *Trollius apertus* Perf., экземпляр с Урала.

Габитус растения сходен с таковым у *T. europaeus*. Описание вегетативных частей растения дано ниже в диагнозе растения. В горных нивальных луговинах растения обычно мельче, высотой от 15 до 40 см, с одним цветком, с листовой пластинкой упрощенного строения, доли которой мало расчленены и слабо зазубрены.

Таким образом, у «среднего растения» *T. apertus* прихотливо сочетаются признаки, свойственные двум видам — *T. europaeus* и *T. asiaticus*. По мнению А. И. Толмачева, *T. apertus* имеет гибридогенную природу, что нашим материалом подтверждается. Признаки азиатского таксона: открытые цветки, крупные лепестки, превышающие по длине тычинки, их оранжево-красная окраска, оранжевый цвет тычиночных нитей, более мелкие пыльники, оранжевый оттенок в окраске чашелистиков, увеличенное число последних. Из этих признаков постоянно проявляются три первых, прочие менее устойчивы. Довольно устойчивым признаком, полученным от европейского таксона, является желтая окраска чашелистиков, преобладающая в природе, особенно в западных районах хребта.

Одинаковое хромосомное число (n=16), по-видимому, способствовало легкости скрещивания как родительских форм, так и гибридных, и закреплению некоторых признаков в новообразующихся формах. Число хромосом было исследовано П. Г. Жуковой (за что приношу ей большую благодарность), причем по *T. europaeus* использован материал из окрестностей Ленинграда, по *T. apertus* — уральские, а по *T. asiaticus* — сибирские растения, культивировавшиеся в питомнике БИНа.

Основным конституционным признаком данных видов *Trollius* является тип лепестка. У *T. apertus* лепесток по типу близок к лепестку ***T. asiati-***

ТАБЛИЦА 5

Особенности элементов цветка мелколепестных и крупнолепестных форм *Trollius apertus* Perf. в западных и восточных районах Полярного Урала (по живому материалу)

Сравниваемые показатели		Типические и крайние значения признаков цветка					
		мелколепестных форм			крупнолепестных форм		
		из западного района	из восточного района	весь материал	из западного района	из восточного района	весь материал
		93 — 38 экз.	23 экз.	115 — 60 экз.	111 — 52 экз.	270 — 201 экз.	380 — 201 экз.
Диаметр цветка (в см).		3.3 (3) / 3—4	3 (2.5—3.2) / 2.2—3.5	3.1 (3) / 2.2—4	3.5 (4—3) / 3—4	3 (3) / 2.2—4.5	3 (3) / 2.2—4.5
Чашелистики.	Число.	13.6 (13—14) / 9—23	15.1 (13—17) / 11—21	14.1 (13—14) / 9—23	14.5 (12—15) / 9—23	15 (13—17) / 8—25	14.9 (12—15) / 8—25
	Длина (в мм).	—	19.1 (20) / 15—23	—	—	20 (20) / 15—27	—
	Цвет.	Желтый — 55 Оранжевый — 37 Красно-оранж. — 1	Желтый — 11 Оранжевый — 6 Красно-оранж. — 6	Желтый — 66 Оранжевый — 43 Красно-оранж. — 6	Желтый — 51 Оранжевый — 54 Красно-оранж. — 6	Желтый — 93 Оранжевый — 110 Красно-оранж. — 66	Желтый — 144 Оранжевый — 164 Красно-оранж. — 72
Лепестки.	Длина (в мм).	11.1 (10—12) / 8—13	10.6 (10—11) / 9—12	11 (10—12) / 8—13	13.1 (12—14) / 10—17	13 (12—15) / 10—19	13 (12—14) / 10—19
	Ширина (в мм).	1.5 (1.2—2) / 1—2.5	1.6 (1.5—2) / 1—2.5	1.6 (1—2) / 1—2.5	1.7 (1.5—2) / 1—3	2 (2) / 1—4	1.9 (1.5—2) / 1—4
	Цвет.	Желтый — 7 Оранжевый — 58 Оранж.-красн. — 23	Оранжевый — 9 Оранж.-красн. — 12	Желтый — 7 Оранжевый — 67 Оранж.-красн. — 35	Желтый — 7 Оранжевый — 46 Оранж.-красн. — 53	Желтый — 6 Оранжевый — 71 Оранж.-красн. — 193	Желтый — 13 Оранжевый — 117 Оранж.-красн. — 246
Тычинки.	Общая длина (в мм).	10.8 (10—12) / 7—13	9.5 (9—10) / 8.5—10.5	10.5 (10—12) / 7—13	10 (10) / 6—12	9.1 (9—10) / 6—11	9.4 (9—10) / 6—12
	Длина пыльников (в мм).	2.1 (2) / 2—3	2 (2) / 1.5—2.5	2 (2) / 1.5—3	2.1 (2) / 1.5—3	2 (2) / 1.5—3	2 (2) / 1.5—3
	Цвет нитей.	Желтый — 66 Оранжевый — 22	Желтый — 7 Оранжевый — 15	Желтый — 73 Оранжевый — 37	Желтый — 63 Оранжевый — 36	Желтый — 63 Оранжевый — 198	Желтый — 126 Оранжевый — 124
Превышение длины лепестков над длиной тычинок (в мм).		0.3	1	[illegible]	3	3.9	3.6
[illegible]		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	0.6	—

cus, он крупный, но достигает лишь половины или двух третей длины чашелистиков, тогда как у *T. asiaticus* лепестки почти равны по длине чашелистикам; в отличие от *T. europaeus*, лепестки *T. apertus* превосходят по длине тычинки. (Отношение длины лепестка к длине тычинок и чашелистиков можно выразить следующими формулами: у *T. apertus* Л > Т < Чш; у *T. asiaticus* Л > Т = Чш; у *T. europaeus* Л < Т < Чш). Другим закрепившимся признаком *T. apertus* является полуоткрытый околоцветник.

Табл. 4 и 5 показывают неоднородность распространения на Полярном Урале растений *T. apertus* с разной комбинацией признаков. Это проявилось в особенностях «локальных популяций» и в своеобразном распределении форм: близких к *T. asiaticus* — на восточной стороне хребта, а близких к *T. europaeus* — на западной. Причина этого, вероятно, заключается в былом подавляющем влиянии тех или иных родительских типов на формирование таксона, например: на участке 1 (табл. 4) преобладали мелколепестные, близкие к *T. europaeus* формы *T. apertus* с желтыми и светло-оранжевыми цветками, с мелкими оранжевыми лепестками, желтыми тычиночными нитями и крупными пыльниками, здесь же встречались и более или менее типичные экземпляры *T. europaeus*; на участках 3 и 4 преобладали формы с желтыми цветками, но с более крупными лепестками; на участках 5 и 6 господствовали крупнолепестные формы с оранжевыми, частью красновато-оранжевыми цветками, близкие к азиатскому виду, с оранжево-красными лепестками и оранжевыми нитями тычинок; особенно часты крупнолепестные формы были на горе Яр-Кеу, где хотя и редко, но встречались и образцы *T. asiaticus*.

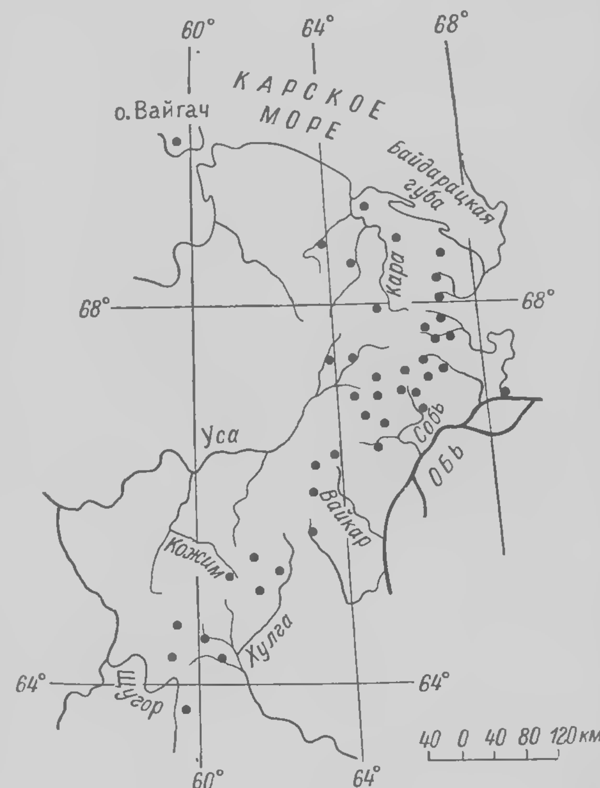


Рис. 4. Ареал *Trollius apertus* Perf. (на основе изученных образцов).

По форме, размерам и окраске лепестков весь материал по *T. apertus* можно разделить на две группы мелколепестных и крупнолепестных растений. Как видно из табл. 5, мелколепестные формы по всей совокупности признаков стоят ближе к европейскому виду, крупнолепестные — к азиатскому. У мелколепестной формы лепестки на 2—3 мм короче и на 0.3—0.4 мм у́же, чем у крупнолепестной, преобладающая окраска их оранжевая (61%), тогда как у крупнолепестной оранжево-красная (65%); лепестки у мелколепестной формы превышают тычинки на 1 мм или равны им, а у крупнолепестной длиннее на 3—4 мм (и до 9 мм); размер пыльников в среднем одинаков, но у экземпляров с западных участков пыльники длиннее; преобладающая окраска тычиночных нитей у мелколепестных форм желтая (65%), у крупнолепестных оранжевая (66%); окраска чашелистиков у мелколепестных форм желтая (67%), реже оранжевая (27%) и совсем редко красно-оранжевая (6%); у крупнолепестной формы

часты оранжевые (43%) и желтые (38%) чашелистики, но много растений и с красновато-оранжевым околоцветником (19%); мелколепестная форма преобладает на западном склоне хребта, где составляет около половины изученных на участке образцов (46%), тогда как на восточных грядах имеет место подавляющее господство крупнолепестных растений (93%). Усиление признаков, свойственных азиатскому виду, на восточных участках касается и мелколепестных растений, у которых разница в длине лепестков и тычинок больше, лепестки шире, пыльники короче, оранжевые нити тычинок встречаются чаще, желтые лепестки и чашелистики реже, количество чашелистиков больше. Быть может условия континентального климата восточных гряд более способствуют сохранению и проявлению признаков, свойственных азиатскому виду купальницы. Гербарный материал, собранный Б. Н. Городковым на Полярном Урале (хранящийся в Гербарии БИНа), на основе которого Городков предполагал выделить особый вид *T. uralensis*, оказался принадлежащим к мелколепестной форме *T. apertus*.

Тип лепестка находится в явной сопряженности с рядом других признаков цветка. Генам крупного лепестка, превышающего по длине тычинки, соответствуют гены оранжевых тычиночных нитей, мелких пыльников, оранжевых чашелистиков и других признаков *T. asiaticus*. В табл. 6 можно проследить корреляцию цвета чашелистиков с типом лепестка у *T. apertus* (это имеет место и в табл. 3). У растений с желтыми цветками преобладают признаки, свойственные *T. europaeus*: отношение длины лепестков к длине тычинок у них обычно меньше (2.3 мм), лепестки короче и у́же, преобладающий цвет их оранжевый, тычиночные нити чаще желтые. У цветков с красновато-оранжевыми чашелистиками преобладают признаки *T. asiaticus*: лепестки их крупные, широкие, оранжево-красного цвета, превышают тычинки в среднем на 3.6 мм, пыльники короче, тычиночные нити оранжевые. Растения с оранжевыми цветками показывают признаки промежуточного характера.

Вместе с тем иногда наблюдаются случаи резкого несоответствия типа чашелистиков преобладающему на месте типу лепестка, например: на горе Нядомбой-Из встречен экземпляр *T. asiaticus* с желтыми чашелистиками, а на горе Яр-Кеу со светло-оранжевыми. М. Г. Попов (1957, 1 : 228) отмечает редкое распространение в Средней Сибири *T. asiaticus* с желтыми цветками. В Гербарии БИНа хранятся экземпляры *T. europaeus* с оранжевыми чашелистиками из сборов С. Н. Мамеева близ Тобольска (1913—1914 гг.). Из четырех образцов три имели короткие, типичные для данного вида лепестки, и лишь у одного лепестки достигали длины тычинок, чем он уклонялся в сторону *T. apertus*.

Мощность развития растения обычно объясняется экологическими причинами. Размеры растений *T. apertus*, как показано выше, колеблются: в горах они меньше, на подгорных лугах крупнее. В соответствии с мощностью развития растений в известной мере находятся и размеры цветка, поперечник которого в наших условиях колеблется от 2.5 до 4.5 см. Для выяснения влияния условий роста на размеры элементов цветка все изученные растения были разбиты на две группы, с мелкими цветками поперечником до 3 см и крупными — более 3 см. У крупных все части цветка оказались крупнее, и в том числе лепестки и тычинки. Но характер соотношения длины лепестков и тычинок не нарушился: лепестки у мелких цветков оказались в среднем на 3.2 мм, а у крупных на 3.6 мм длиннее тычинок. Из других признаков отметим некоторую тенденцию к увеличению числа чашелистиков у крупных цветков (15.2 против 14.8 у мелких цветков).

Растения с 2—3 цветками на одном стебле встречаются довольно редко (4—5%). Верхние, раньше распустившиеся цветки обычно крупнее более поздних; диаметр первых (в живом состоянии) от 3 до 5 см, вторых — от 2 до 3.5 см; вместе с этим крупнее и прочие элементы цветка, но лепестки всегда остаются длиннее тычинок. Цвет чашелистиков и других частей цветка обычно у тех и других цветков одинаков; однако проявляется не-

ТАБЛИЦА 6

Корреляции окраски чашелистиков с типом лепестка и другими признаками цветка у *Trollius apertus* Perf. (по живому материалу)

Сравнительные показатели		Типические и крайние значения признаков элементов цветка			
		211 экз.	151 экз.	96 экз.	458 экз. (весь материал)
Цвет чашелистиков.		Желтый	Оранжевый	Красно-оранжевый	
Лепестки.	Длина (в мм).	$\frac{12.1\ (11-13)}{8-19}$	$\frac{12.9\ (12-14)}{9-19}$	$\frac{13\ (12-14)}{10-17}$	$\frac{12.5\ (12-14)}{8-19}$
	Ширина (в мм).	$\frac{1.7\ (1.2-2.1)}{1-4}$	$\frac{1.8\ (1.5-2)}{1-3.1}$	$\frac{1.9\ (1.5-2.5)}{1-3}$	$\frac{1.8\ (1.5-2)}{1-4}$
	Цвет.	Желтый — 18 Оранжевый — 145 Оранж.-красн. — 46	Желтый — 3 Оранжевый — 21 Оранж.-красн. — 127	Оранжевый — 4 Оранж.-красн. — 92	Желтый — 21 Оранжевый — 170 Оранж.-красн. — 265
Цвет тычиночных нитей.		Желтый — 149 Оранжевый — 62	Желтый — 44 Оранжевый — 106	Оранжевый — 90	Желтый — 193 Оранжевый — 258
Превышение длины лепестков над длиной тычинок (в мм).		>2.3	>3	>3.6	>2.8
Отношение длины лепестков к длине чашелистиков.		0.6	0.6	0.6	0.6

которая тенденция к более интенсивной окраске у ранних цветков по сравнению с более поздними.

Подводя итоги, констатируем, что в пределах Полярного Урала широко распространена купальница, обладающая чертами промежуточными между *T. europaeus* и *T. asiaticus* и очевидно имеющая гибридогенную природу. Видовая самостоятельность этого таксона доказывается: наличием своих конституционных признаков, массовым распространением в пределах своего ареала, редкостью распространения и нетипичностью родительских форм в пределах ареала таксона, а также отсутствием *T. asiaticus* по западной границе этого ареала. Основным, устойчивым признаком таксона является тип его лепестка, близкий к лепестку *T. asiaticus*, более крупного, чем у *T. europaeus*, превышающего длину тычинок, но в отличие от *T. asiaticus* достигающего лишь половины или трети длины чашелистиков. Важность этого признака делает правомерным принятие нашего таксона в качестве вида и дает возможность сохранить название *T. apertus*, предложенное in schedae И. А. Перфильевым, основывавшимся на другом признаке таксона — открытом цветке. Таксон обнаруживает большую изменчивость ряда своих признаков: окраски чашелистиков, лепестков, тычиночных нитей, величины пыльников, числа чашелистиков. Известная сопряженность этих признаков с тем или иным типом лепестка позволяет наметить две нечетко отграниченные друг от друга формы этого вида — крупно- и мелколепестную. Одна близка к европейскому виду и шире распространена на европейском склоне хребта, другая же ближе к азиатскому виду и тяготеет к восточному склону и горным высотам. Эта своеобразная география форм таксона, очевидно, связана с неодинаковой ролью родоначальных видов в процессе гибридогенеза, преобладающим влиянием *T. europaeus* на западе, *T. asiaticus* на востоке хребта. Асимметрия в современном распространении форм *T. apertus*, видимо, обязана недостатку времени, потребного для процесса диффузии в их расселении. Обращает на себя внимание слабое распространение и нетипичность уральских популяций родительских видов, видимо уже получивших чуждые им гены. Формирование новых поколений, вероятно, происходит уже за счет перекомбинирования признаков в гибридогенных популяциях. Легкости процесса ассимиляции, вероятно, способствует одинаковое хромосомное число (n=16) у данных видов купальниц. Значительное варьирование признаков и наличие форм таксона, близких к родительским видам, свидетельствуют о незаконченности процесса становления гибридогенного вида.

Контакт родительских видов на Урале мог осуществиться, когда горному растению *T. asiaticus* удалось распространиться с гор Южной Сибири на север и вдоль р. Енисея достигнуть Крайнего Севера, а затем «просочиться» на запад до Ямала. Этому мог способствовать редколесно-луговой и озерно-аллювиальный ландшафт конца Зырянского оледенения, после окончания трансгрессии полярного бассейна на севере Западной Сибири. Проникновение *T. europaeus* на Полярный Урал, вероятно, шло без затруднений, широким фронтом, как с европейских равнин, так и с Южного Урала. Если подтвердится нахождение *T. asiaticus* близ Уфы (Коржинский, 1898), то вряд ли можно будет сомневаться, что он, как и *T. altaicus*, обитал на Южном Урале с раннего плейстоцена, но впоследствии вымер.

Ареал *T. apertus* (рис. 4) далеко не изучен. В пределах Полярного Урала таксон широко распространен от побережья Байдарацкой губы и низовий Кары на севере до бассейна р. Соби на юге (рр. Талота, Хуута, Педарата, Щучья, Хадата, Пай-Пудына, Лонгот-юган, Харбей, Елец, Лёк-Елец, Конгор, Хараматулова и др.); южнее он отмечен в истоках р. Войкара (перевалы Хойла, Лагорта, р. Нелька); на Приполярном Урале вдоль рек Хулги, Маньи, Польи, Селем-ю, Нямги, Торговой, в верх. Кожима; на Северном Урале имеются сборы с горы Сумах-Ньёр в истоках Шугора; вне Урала он был собран в равнинных тундрах вдоль рр. Воркуты, Силовы, Сибирчаты, Косью и на о. Вайгач. В сборах И. Я. Словцова (1886 г.) с р. Щучьей на Ямале имеется экземпляр *T. apertus* — неправильно отнесенный Н. В. Шипчинским к *T. asiaticus*, так как его лепестки у́же и на 8 мм короче чашелистиков.

К *T. apertus*, возможно, принадлежат сборы П. Кузнецова и И. Лепехина с Лозьвы, Сосьвы и из Верхотурского района, отнесенные ими к *T. asiaticus*. За отсутствием гербарного материала это остается невыясненным.

T. apertus представляет собой еще один пример новообразования, обязанного своим происхождением встрече двух совместимых генетических систем в своеобразных условиях Уральского хребта.

Trollius apertus Perfiljev in sched. Herb. Inst. biolog. in Ssyktyvkar descr. nostra hoc loco. — *T. europaeus* var. *apertus* Perf., Флора Сев. края (1936), III, descr. ross.

Radix fibrillosa, fibrillis funiformibus; caules 1—2, simplices, glabri, 40—60 cm alti; folia radicalia pauca, caule quadruplo breviora, glabra, lamina orbiculari, 6—7 cm lata, in lacinias 5 rhombeas, ad trientem vel medium bis incisas, margine dentibus inaequilongis, brevibus obtusatis, rarius acutatis ornatas, saepium sibi invicem adhaerentes (f. *latisecta*), rarius ad 2—3 mm remota (f. *angustisecta*), fissa; folia caulina pauca, 1—2 inferiora petiolis abbreviatis praedita, lamina ei foliorum radicalium simili, superiora sessilia, lamina in segmenta 2—3 oblonga dissecta; flores 1—2, globosi, verticaliter vix applanati, 3.5—4 см in diam., semiaperti; sepala 13—15, exteriora late obovata vel orbicularia, 18—20 mm longa, 20—22 mm lata, interiora ovalia vel anguste obovata, 18—20 mm longa, 11—12 mm lata, citrina, intense lutea vel pallide aurantiaca; petala (nectaria) oblonga, 11—14 mm longa, in quadrante vel triente superiore ad 1.2—2.2 mm dilatata et apice obtuse cuneiformia, deorsum ad 0.7 mm sensim angustata, in unguem 1.5 mm longum, 0.5 mm latum abeuntia, in quadrante superiore aurantiaco-rubra, infra flava, unguebus flavidis; nectaria canaliculata, glabra, supra unguem sita; stamina numerosa, pallide flava (filamentis interdum vix aurantiacis), matura 8—9 mm longa, petalis breviora vel rarius eis subaequilonga, antheris maturis ad 2 mm longis; fructus e folliculis numerosis capitatim congestis constans.

In partibus polaribus, subpolaribus et raro borealibus montium Uralensium, in promontoriis occidentalibus, in parte orientali tundrae Boljschezemeljskaja dictae et in insula Vajgacz, in pratibus montium inundatis et subnivalibus, in salicetis tundrarum, in silvis collucatis herboris.

Typus specimina ad flumen Krassnaja, in insula Vajgacz, 17 Aug. 1934 a A. Tolmatchev collecta, in Herbario Ssyktyvkarensi conservanda.

Affinitas. *T. europaeo* L. et *T. asiatico* L. proximus, sed a specie prima floribus semiapertis, petalis quam stamina vulgo longioribus, oblongis, in quadrante vel triente superiore dilatatis et apice angustatis, sepalis haud raro pallide aurantiacis differt est, a specie secunda petalis quam sepala brevioribus, sepalis saepium luteis distinguitur.

Trollius apertus Perfiljev in sched. Herbarii Inst. biolog. in Ssyktyvkar descr. nostra hoc loco. — *T. europaeus* var. *apertus* Perf., Флора Сев. края (1936), III, descr. ross.

Корень мочковатый со шнуровидными мочками; стебель в числе 1—2, простой, голый, 40—60 см высоты; прикорневые листья в числе нескольких, в 4 раза короче стебля, голые, с округлой пластинкой шириной 6—7 см, разделенной на 5 ромбических долей, каждая с двумя надрезами, доходящими до одной трети или половины доли, по краям с неравными, неглубокими притупленными, реже заостренными зубцами; доли, чаще прилегающие друг к другу (f. *latisecta*), реже отстоящие на 2—3 мм (f. *angustisecta*); стеблевые листья в числе нескольких, из них 1—2 нижних с укороченными черешками, с пластинкой, сходной с пластинкой прикорневых листьев, верхние сидячие с пластинкой из 2—3 продолговатых сегментов; цветки в числе 1—2, шаровидные, несколько сплющенные по вертикали, 3.5—4 см диам., полуоткрытые; чашелистики в числе 13—15, наружные широко-обратнояйцевидные или округлые, 18—20 мм длины, 20—22 мм ширины, внутренние овальные или узко-

обратнояйцевидные, 18—20 мм длины, лимонно-желтые, интенсивно желтые или оранжевые; лепестки (нектарники) продолговатой формы, 11—14 мм длины, в верхней четверти или трети расширенные до 1.2—2.2 мм и тупо-клиновидно суженные на верхушке, книзу постепенно суженные до 0.7 мм, переходящие в ноготок 1.5 мм длины, 0.5 мм ширины, в верхней четверти оранжево-красные, ниже желтые, ноготки светло-желтые; нектарник в виде голого желобка, находящегося выше ноготка; тычинки многочисленные, светло-желтые (нити их иногда с оранжевым оттенком), в зрелом состоянии 8—9 мм длины, короче лепестков, реже равны им, зрелые пыльники не более 2 мм длины; плод из многочисленных, собранных плотной головкой, листовок.

Обитает на Полярном, Приполярном и редко на Северном Урале, кроме того, в западном Приуралье, в восточной части Большеземельской тундры и на о. Вайгач, на пойменных и приснежных горных лужайках, в тундровых ивняках, травяных редколесьях.

Родство. Вид наиболее близок к *T. europaeus* L. и *T. asiaticus* L. и, вероятно, образовался в результате их гибридизации, но отличается от первого полуоткрытым цветком, лепестками, обычно длиннее тычинок, продолговатой формы, расширенными в верхней четверти и суженными на верхушке, чашелистиками, нередко оранжевыми; от *T. asiaticus* отличается лепестками более короткими, чем чашелистики, преобладанием желтых оттенков в окраске чашелистиков.

ЛИТЕРАТУРА

Говорухин В. С. (1937). Флора Урала. — Городков Б. Н. (1926). Полярный Урал в верхнем течении р. Соби. Тр. Бот. муз. АН СССР, 19. — (Коржинский С. И.) Korshinsky S. I. (1898). Tentamen florae Rossiae orientalis. Зап. имп. Акад. наук, 7, 1. — Крылов П. Н. (1931). Флора Западной Сибири, 5. — Любимова Е. Л. (1955). Ботанико-географические исследования южвой части Приполярного Урала. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 64. — Перфильев И. А. (1936). Флора Северного Края, 2—3. — Попов М. Г. (1957). Флора Средней Сибири, 1. — Сочава В. Б. (1933). На истоках рек Щугора и Северной Сосьвы. Изв. Гос. геогр. общ., 65, 6. — Сюзев П. В. (1912). Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии. — Толмачев А. И. (1936). Новые данные о флоре острова Вайгач. Бот. журн. СССР, 21, 1. — Шипчинский Н. В. (1937). Флора СССР, 7. — Шренк А. (1855). Путешествие к северо-востоку Европейской России через тундры самоедов к северным Уральским горам.

Всесоюзное ботаническое общество,
г. Ленинград.

SUMMARY

It is established by the studies of both live plants and herbarium specimens that *Trollius apertus* Perf. is widespread all over the Polar Urals. This taxon is notable for the features of intermediate character between *Trollius europaeus* L. and *T. asiaticus* L. Apparently this species if of a hybridogenic origin. Its main constant character is the large petal exceeding in length the stamens, but only half as long as the sepals. As for the European and Asiatic species of globe-flowers, *Trollius europaeus* is infrequent in the Polar Urals, while *T. asiaticus* is quite rare. Both species occur only as forms deviating from the types of these species.

УДК 581.112 : 632.163 : 581.17 (235.211)

И. Г. Завадская и Е. И. Денько

О ВЛИЯНИИ НЕДОСТАТОЧНОГО ВОДОСНАБЖЕНИЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ПАМИРСКИХ РАСТЕНИЙ

С 4 рисунками

I. G. ZAVADSKAYA AND E. I. DENKO.
ON THE EFFECT OF INSUFFICIENT WATER SUPPLY ON THE STABILITY OF LEAF CELLS OF CERTAIN PLANTS OF THE PAMIRS

В литературе накопилось много фактов, показывающих, что растительным клеткам присуща способность реактивно повышать свою устойчивость при действии повреждающих факторов. Так, из работ В. Я. Александрова и его сотрудников (Александров, 1963) известно, что в результате пребывания клеток высших растений в среде, нагретой до температуры выше оптимальной, происходит увеличение их теплоустойчивости. Наряду с этим повышается устойчивость клеток и к действию других агентов самой различной природы, например: к высокому гидростатическому давлению, уксусной кислоте, этиловому спирту и др. Неспецифическое повышение резистентности клеток было обнаружено при действии низкой температуры (смотри сводки: Александров, 1963, 1965; Библь, 1965) и раневого раздражения (Фельдман, 1960). Описываются также результаты наблюдений над действием частичного обезвоживания клеток на их теплоустойчивость (Sapper, 1935; Хлебникова, 1937; Hammouda u. Lange, 1962; Библь, 1965, и др.). В этих работах было обнаружено повышение теплоустойчивости при дегидратации растений. В нашей предыдущей работе (Завадская и Денько, 1966) была исследована реакция клеток высших растений на дегидратацию; оказалось, что при снижении содержания воды в клетках до пороговой величины, характерной для каждого вида, происходит повышение теплоустойчивости. Реакция эта была обнаружена только у засухоустойчивых видов. Влаголюбивые растения в условиях недостаточного водоснабжения не меняют уровня теплоустойчивости.

Обезвоживание клеток засухоустойчивых видов осуществлялось путем почвенной засухи в течение 4 суток или последующим подсушиванием отрезанных листьев на воздухе — быстрым (в течение 2—3 часов) и медленным (в течение 4 суток). Обнаружено, что характер реакции на обезвоживание зависит от длительности дегидратации клеток. После 4-суточного обезвоживания при почвенной засухе и при медленном подсушивании отделенных листьев происходит увеличение устойчивости не только к нагреву, но и к низкой температуре и к высокому гидростатическому давлению. После 2—3-часового дегидрирования повышается только теплоустойчивость клеток. При введении в подсушенные листья воды повышенная дегидратацией устойчивость снижается не сразу, а постепенно, достигая уровня резистентности в контроле лишь на 3—4-е сутки.

Полученные результаты дали основание считать, что повышение устойчивости клеток является реакцией на повреждающее воздействие дегидратации. Описанные исследования проводились в лабораторных условиях.

В задачу настоящей работы входило выяснить, имеет ли место повышение теплоустойчивости и устойчивости к другим повреждающим агентам у клеток высших растений, подвергающихся длительному действию засухи в природе.

Проведение подобных исследований осложняется тем, что засуха нередко сопровождается повышением температуры воздуха, т. е. возникает одновременно действие по крайней мере двух факторов — супероптимальной температуры и дегидратации. Поэтому наши опыты были поставлены в условиях холодной пустыни, на высокогорной Памирской биологической станции в урочище Чечекты, на высоте 3860 м. В. М. Свешникова (1962) приводит следующие климатические данные для этого района: среднее годовое количество осадков не более 100 мм; в течение вегетационного периода, длящегося 5 месяцев, осадков выпадает 60—65 мм; относительная влажность воздуха 40—50%; наиболее низкая влажность наблюдается в июле—августе, во второй половине дня она не превышает 15—20%; средняя годовая температура —2°; самый теплый месяц июль, со средней температурой +12°; средняя максимальная температура воздуха в июне—июле 1965 г. была +15.6°, в 1966 г. +14.8°; относительная влажность воздуха соответственно 27 и 29%.

Материал и методика

Исследования проводились на 13 видах растений: *Ajania tibetica* (Hook. f. et Thoms.) Tzvel., *Artemisia pamirica* C. Winkl., *A. rhodantha* Rupr., *A. santolinifolia* Turcz., *Astragalus chadjanensis* Franch., *Christolea crassifolia* Camb., *Clematis tangutica* (Maxim.) Korsh., *Dracocephalum heterophyllum* Benth., *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey., *Gypsophila capituliflora* Rupr., *Oxytropis chiliophylla* Royle, *Ranunculus pseudohirculus* Schrenk, *Stipa glareosa* Smirn.

Среди названных видов растений мы видим типичный мезофит *Ranunculus pseudohirculus*, он растет по берегам рек и арыков. Характерными пустынными растениями являются *Ajania tibetica*, *Artemisia rhodantha*, *Eurotia ceratoides*; в естественных условиях они произрастают на пустынных пространствах, занятых серобурыми каменистыми почвами, в то время как на влажных участках оказываются случайно. На Памирской биологической станции эти три вида растений были высажены на поливных участках питомника. Остальные 9 видов растут на каменистых осыпях и галечниках, в местообитаниях, отличающихся значительной сухостью. В период наших исследований растения на влажных и сухих участках находились в фазе цветения. Для проведения опытов листья с растений одного и того же вида, произрастающих на неодинаковых по снабжению водой местообитаниях, собирались в бюксы с притертой крышкой. Часть листьев использовалась для определения общего содержания воды, другая часть — для измерения физиологических параметров. Содержание воды в них определялось по разнице в весе в сыром состоянии и после высушивания при 100° до постоянного веса. Принятый показатель — количество воды, приходящейся на единицу абсолютно сухого вещества. Повторность определений была 2—4-кратная, в каждой пробе содержалось 15—20 листьев.

Водный дефицит определялся методом, описанным Свешниковой (1962). Листья, взятые с растений из сухих и из влажных местообитаний, взвешивались непосредственно после срезания. Второй раз они взвешивались через 48 часов. В течение этого времени листья во влажной камере полностью насыщались водой, что видно из рис. 1. Разница между первым и вторым взвешиванием, выраженная в процентах, характеризует водный дефицит.

Устойчивость к нагреву, высокому гидростатическому давлению и к этиловому спирту определялась на эпидермальных клетках нижней поверхности листа. Лист разрезался на кусочки, которые помещались в вазелиновое масло. Применение масла необходимо для сохранения исходного количества воды в клетках в течение опыта. Прогрев и давление также осуществлялись в масле. Прогрев кусочков длился 5 минут в термостате при заданной температуре, поддерживаемой с точностью до 0.1°, интервал между прогревами составлял 1.0°. Следует сказать, что температура, останавливающая движение протоплазмы, значительно ниже температуры, при которой клетка теряет способность к плазмолизу (Александров, 1955). После прогрева масло с поверхности кусочков удалялось с помощью фильтровальной бумаги, после чего они инфильтрировались раствором KNO_3. Через 15—20 минут после инфильтрации кусочки просматривались под микроскопом (объектив × 90, 1.30, масляная иммерсия). Величина теплоустойчивости выражается максимальной температурой нагрева, который еще не подавляет способность клеток к плазмолизу. Теплоустойчивость клеток *Stipa glareosa*, *Clematis tangutica* и в некоторых случаях *Dracocephalum heterophyllum* определялась максималь-

ной температурой нагрева, после которого в клетках еще наблюдается движение протоплазмы. Выбор метода зависел от особенностей изученных растений, а именно — от наличия или отсутствия у них видимого движения протоплазмы. Нами было просмотрено 23 вида. Из них у 6 не обнаруживалось движение протоплазмы даже при произрастании на влажных местах, — это *Astragalus borodinii* Krassn. *Lindelofia pterocarpa* M. Pop., *Oxytropis chiliophylla* Royle, *Polygonum viviparum* L., *Scrophularia incisa* Weinm., *Zygophyllum rosovii* Bge.

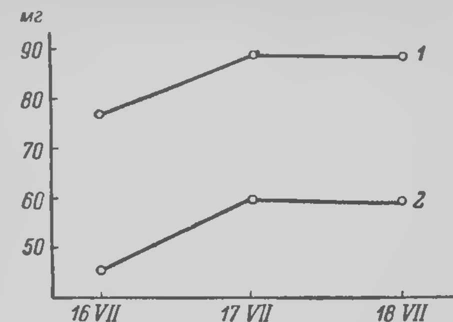


Рис. 1. Динамика изменений веса листьев во влажной камере.

1 — *Dracocephalum heterophyllum*; 2 — *Eurotia ceratoides*. *По оси абсцисс* — даты взвешивания; *по оси ординат* — вес листьев.

У 17 видов на влажных местах обитания движение протоплазмы было отчетливо видно. При недостаточном водоснабжении на сухих участках только у трех видов из 17 движение протоплазмы сохраняется — *Clematis tangutica* (Maxim.) Korsh., *Dracocephalum heterophyllum* Benth., *Stipa glareosa* Smirn. У остальных видов движение протоплазмы в этих условиях не обнаруживается — сюда относятся *Artemisia rhodantha* Rupr., *A. pamirica* C. Winkl., *A. santolinifolia* Turcz., *Astragalus chadjanensis* Franch., *Ajania tibetica* (Hook. f. et Thoms.), *Christolea crassifolia* Camb., *Comarum salesovianum* (Steph.) Asch. et Gr., *Gypsophila capituliflora* Rupr., *Eurotia ceratoides* (L.), C. A. Mey., *Lepidium apetalum* Willd., *Leymus dasystachys* (Trin.) Pilger, *Oxytropis hirsutiuscula* Freyn, *Potentilla pamirica* Wolf, *Zygophyllum obliquum* M. Pop.

Устойчивость клеток к высокому гидростатическому давлению определялась по методике, описанной Н. В. Головиной (1955), с той разницей, что мы проводили определения не в воде, а в масле. Устойчивость оценивалась по максимальному давлению, после действия которого еще сохраняется способность к плазмолизу.

При определении спиртоустойчивости кусочки листа инфильтрировались 14%-м этиловым спиртом и помещались также в спирт. Мерой устойчивости служило максимальное время, в течение которого действие спирта еще не вызывает подавления способности клеток к плазмолизу.

Результаты исследования

Данные по определению общего содержания воды в листьях исследуемых растений представлены в табл. 1. Сравнение цифр показывает, что у ряда растений имеется большое различие в оводненности экземпляров одного и того же вида, взятых из сухих и влажных мест обитания. Эта разница может достигать 29%; лишь у некоторых растений различие в содержании воды очень мало или совсем не выражено. Следует сказать, что периоды, когда проводились наши исследования, отличались более высокой влажностью, чем это характерно для Восточного Памира. В табл. 1 приведены также данные по содержанию воды в листьях из работы В. М. Свешниковой (1962). Содержание воды она выражает в граммах по отношению к сырому весу. Для того чтобы сравнить эти данные с нашими, был произведен перерасчет их на абсолютно сухой вес. Приведенные в табл. 1 цифры, уже вполне сопоставимые, представляют собой средние за 1942—1952 гг. максимальные и минимальные величины содержания воды в листьях некоторых видов. Как видно, минимальное содержание воды в листьях может быть значительно ниже, чем обнаружено в наших опытах. Более того, по нашим наблюдениям *Christolea crassifolia* обладает одинаковым содержанием воды как при недостаточном, так и при более высоком водоснабжении; в засушливые годы разница между максимальным и минимальным содержанием воды в листьях этого растения может достигнуть 47%.

Для дополнения характеристики водного режима растений, с которыми проводилась бóльшая часть наших исследований (*Dracocephalum heterophyllum*, *Eurotia ceratoides*), были поставлены опыты по определению водного дефицита. Результаты исследований показали, что у растений из влажных мест обитания имеет место некоторый недостаток в насыщении водой, равный у *D. heterophyllum* 12%, у *E. ceratoides* 18%.

ТАБЛИЦА 1

Общее содержание воды в листьях растений влажных и сухих местообитаний

Вид	Содержание воды (в мг на мг абсолютно сухого вещества)					
	1965 г.			средние данные за 1942—1952 гг.[1]		
	растения		разница в содержании воды у растений влажных и сухих мест (в %)	максимальное содержание воды	минимальное содержание воды	разница между максимальным и минимальным содержанием воды (в %)
	влажных мест	сухих мест				
Ajania tibetica	3.43	2.43	29	—	—	—
Artemisia santolinifolia	3.29	2.57	22	—	—	—
A. pamirica	3.91	3.37	13	5.8	3.0	48
A. rhodantha	2.64	2.38	10	—	—	—
Astragalus chadjanensis	3.60	3.34	7	—	—	—
Christolea crassifolia	6.03	6.53	—8	6.8	3.6	47
Clematis tangutica	3.31	2.93	11	—	—	—
Dracocephalum heterophyllum	4.45	3.44	23	4.7	2.9	38
Eurotia ceratoides	3.22	2.74	15	3.50	1.6	53
Gypsophila capituliflora	4.74	3.61	24	3.8	2.0	47
Oxytropis chiliophylla	2.42	2.09	14	—	—	—
Stipa glareosa	1.47	1.24	16	2.4	1.1	55
Ranunculus pseudohirculus	5.13	—	—	—	—	—

В сухих условиях произрастания водный дефицит у *D. heterophyllum* возрастает до 19%, у *E. ceratoides* до 37%.

Таким образом, результаты наших исследований и сопоставление их с данными Свешниковой (табл. 1) дают основание думать, что бо́льшая часть изученных нами растений встречается с трудными условиями в отношении водоснабжения и может при этом терять большое количество воды, испытывая действие значительного водного дефицита.

Поскольку в летний период на Восточном Памире осадки выпадают редко, то действие водного дефицита длится продолжительное время, что дает возможность изучить характер реакции клеток в ответ на длительное обезвоживание в естественных условиях. Однако прежде чем перейти к определению теплоустойчивости клеток нам необходимо было убедиться в том, что испытуемые растения не подвергаются тепловому закаливанию в природе. Из работ В. Я. Александрова и А. Язкулыева (1961), А. Язкулыева (1964а, 1964б) и Г. Г. Шухтиной (1965) известно, что в природе при определенных температурных условиях возникает тепловая закалка растений. Мы провели наблюдения за изменениями температуры воздуха и листьев и теплоустойчивостью изучавшихся видов (рис. 2, *а б*, *в*, *г*; табл. 2). Из рисунков видно, что на открытых сухих участках температура воздуха достигала 26° (рис. 2, *а*) и 30° (рис. 2, *б*), но температура листьев была ниже на несколько градусов и не превышала соответственно 24 и 25°. Исключение составляет *Gypsophila capituliflora*, у которой температура листьев была выше на 1.2° температуры воздуха. Возможно это объясняется расположением листьев и формой роста этого растения (подушечник). На влажных участках (рис. 2, *в*, *г*) лишь у *Stipa glareosa* температура листьев была равна температуре воздуха, у остальных же видов, в том числе и у *G. capituliflora*, она ниже температуры воздуха.

Табл. 2 показывает, что уровень теплоустойчивости клеток *Eurotia ceratoides* и *Dracocephalum heterophyllum* не меняется, несмотря на колебания температуры воздуха, равные 10—13°. Таким образом, у нас есть основания считать, что растения не подвергались тепловому закаливанию.

[1] По данным из работы В. М. Свешниковой (1962).

ТАБЛИЦА 2

Дневной ход изменений температуры воздуха и листьев и теплоустойчивости клеток

Вид	Даты взятия проб	Время взятия проб	Температура воздуха	Температура листьев	Теплоустойчивость
Eurotia ceratoides	8 июля	9^{30}	12°	13.0°	56.2°
		15^{45}	19	18.7	55.3
	9 июля	9^{00}	14	14.0	56.3
		17^{30}	25	21.2	55.8
Dracocephalum heterophyllum	14 июля	8^{30}	< 10	< 10	56.7
		17^{30}	21	16.8	56.9
	15 июля	8^{30}	< 10	< 10	57.2
		17^{00}	20	16.5	56.8

В дальнейшем ходе исследований сравнивалась теплоустойчивость клеток одного и того же вида растений, произрастающих на сухих и влажных участках (табл. 3). Как видно из таблицы, у большинства растений, обитающих на сухих местах, терморезистентность клеток выше, чем у экземпляров, растущих на влажных участках. Наибольшая разница в теплоустойчивости клеток обнаружена у *Eurotia ceratoides* и *Ajania*

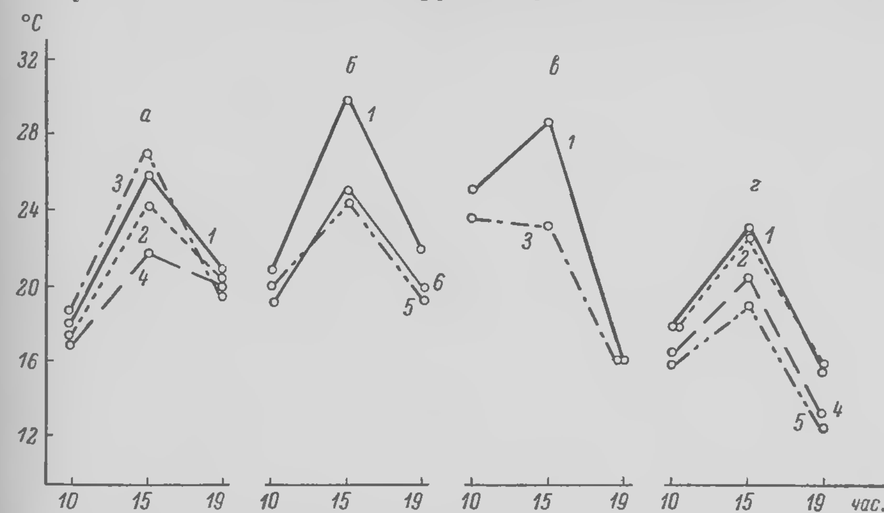


Рис. 2. Дневной ход изменений температуры воздуха и листьев растений на сухих и влажных местообитаниях.

а, *б* — сухие местообитания; *в*, *г* — влажные местообитания. *1* — температура воздуха; *2*—*6* — температура листьев (*2* — у *Stipa glareosa*, *3* — у *Gypsophila capitulifora*, *4* — у *Artemisia rhodantha*, *5* — у *Christolea crassifolia*, *6* — у *Zygophyllum rosovii*). *По осям абсцисс* — время суток; *по оси ординат* — температура воздуха и листьев.

tibetica. Листья *E. ceratoides*, произрастающего на сухих местах, содержат воды на 15% меньше, чем на местах влажных; устойчивость к высокой температуре у них выше на 2.8°. Разница в оводненности листьев *A. tibetica*, произрастающего в разных условиях водоснабжения, составляет 29%; теплоустойчивость у менее оводненных была выше на 3.7°. Однако количественное соответствие между степенью обезвоживания и величиной повышения теплоустойчивости клеток далеко не всегда имеет место, например: у *Gypsophila capituliflora* разница в оводненности листьев растений из влажных и сухих мест произрастания равна 24%, а теплоустойчивость различается на 1.1°; кроме того, у таких растений, как *Astragalus chadja-*

ТАБЛИЦА 3

Теплоустойчивость эпидермальных клеток листьев растений из влажных и сухих местообитаний

Вид	Разница в содержании воды у растений влажных и сухих местообитаний (в %)	Теплоустойчивость		Разница в теплоустойчивости на сухих и влажных участках	P
		на сухих участках	на влажных участках		
1. *Ajania tibetica*	29	56.3°	52.6°	3.7°	0.001
2. *Gypsophila capituliflora* . . .	24	56.0	54.9	1.1	0.05
3. *Artemisia santolinifolia* . . .	22	55.9	54.5	1.4	0.01
4. *Dracocephalum heterophyllum* [1]	23	43.9	43.1	0.8	0.001
5. *Stipa glareosa* [1]	16	44.3	44.0	0.3	0.5
6. *Eurotia ceratoides*	15	58.0	55.2	2.8	0.001
7. *Oxytropis chiliophylla*	14	56.2	54.7	1.5	0.05
8. *Artemisia pamirica*	13	56.5	55.5	1.0	0.05
9. *Clematis tangutica* [1]	12	44.2	43.3	0.9	0.02
10. *Artemisia rhodantha*	10	55.8	55.7	0.1	0.5
11. *Astragalus chadjanensis* . . .	7	57.7	57.4	0.3	0.5
12. *Christolea crassifolia*	0	55.7	55.7	0	—

nensis, *Artemisia rhodantha* и *Stipa glareosa*, при разнице в содержании воды в условиях различного водоснабжения, достигающей 7, 10 и 15%, обнаружена одинаковая теплоустойчивость клеток.

Поскольку у каждого растения имеется свой порог обезвоживания, после которого начинается повышение терморезистентности (Завадская и Денько, 1966), отсутствие разницы в устойчивости к нагреву можно объяснить недостаточной степенью обезвоживания этих растений на сухих почвах. Для проверки справедливости этого предположения была исследована в эксперименте зависимость теплоустойчивости клеток от степени обезвоживания на листьях *Eurotia ceratoides* и *Stipa glareosa*. Эти растения были выбраны потому, что при близкой степени дегидратации у *E. ceratoides* резко повышается теплоустойчивость, в то время как у *S. glareosa* уровень теплоустойчивости остается неизменным. Листья срезались с растений из влажных мест обитания и подсушивались на воздухе при комнатной температуре. Количество потерянной воды устанавливалось по разнице в весе до и после подсушивания. Результаты исследований представлены графически на рис. 3. Каждая точка на графике является средней из 9 определений. Как видно из графика, у *E. ceratoides* подъем теплоустойчивости клеток у отрезанных листьев наступает

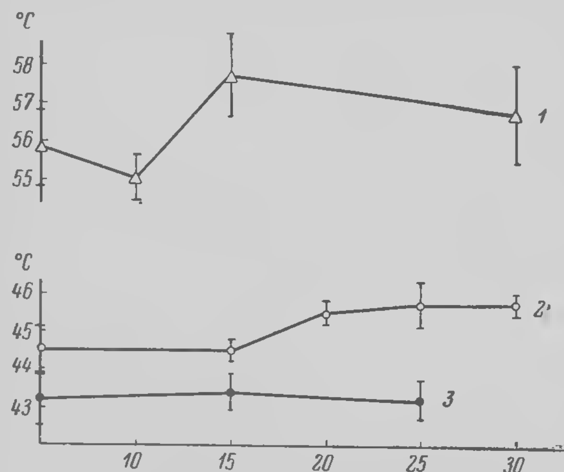


Рис. 3. Теплоустойчивость клеток листьев в зависимости от количества потерянной воды.

1 — *Eurotia ceratoides*; *2* — *Stipa glareosa*; *3* — *Ranunculus pseudohirculus*. *1* — засечки показывают максимальные температуры 5-минутного нагрева, при котором еще сохраняется способность клеток к плазмолизу; *2* и *3* — засечки показывают максимальные температуры 5-минутного нагрева, при котором еще не прекращается движение протоплазмы. *По оси абсцисс* — процент потерянной листьями воды; *по оси ординат* — температура.

[1] Теплоустойчивость определялась по подавлению движения протоплазмы.

уже при потере листом 15% воды. Это соответствует повышению терморезистентности и при естественной дегидратации. У *S. glareosa* при искусственном подсушивании листьев теплоустойчивость начинает повышаться лишь при потере 20% воды, что совпадает с полученными ранее данными для других видов рода *Stipa* (Завадская и Денько, 1966). Поэтому дефицит воды, равный 15%, обнаруженный нами в естественных условиях, недостаточен для повышения устойчивости клеток к нагреву.

Кроме этих двух видов, был изучен представитель луговых растений *Ranunculus pseudohirculus* с целью выяснения возможности повышения

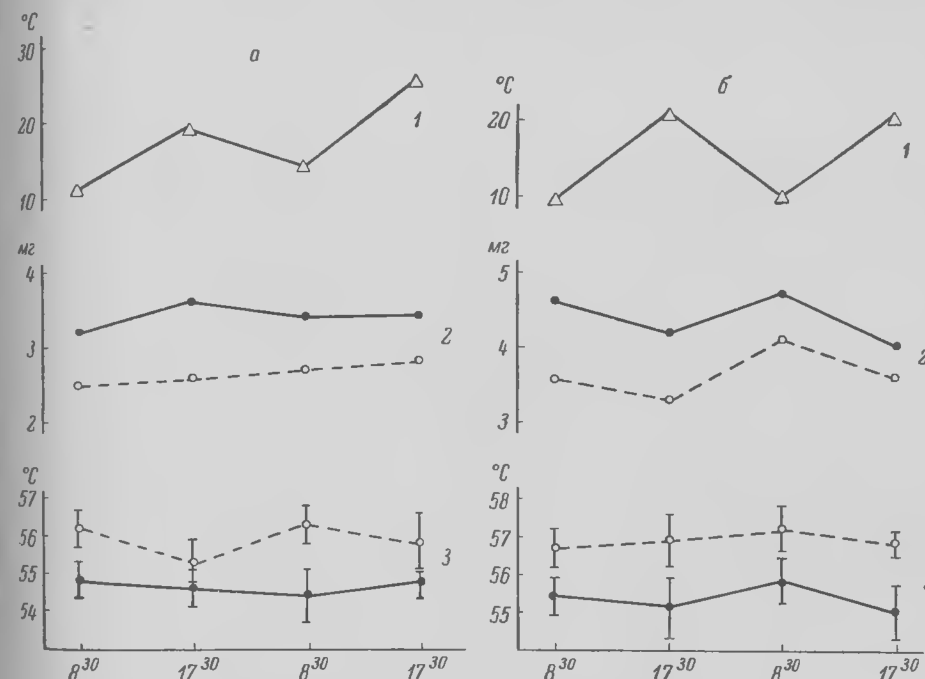


Рис. 4. Суточные изменения температуры воздуха, содержания воды в листьях и теплоустойчивости клеток.

а — *Eurotia ceratoides*; *б* — *Dracocephalum heterophyllum*. *На кривых 1* — температура воздуха; *на кривых 2* — содержание воды в листьях; в мг на мг сухого вещества; на кривых *3* — теплоустойчивость клеток (максимальная температуре 5-ти минутного нагрева, при котором еще сохраняется способность клеток к плазмолизу). *На кривых 2* и *3*: *сплошная линия* — влажные местообитания; *прерывистая линия* — сухие местообитания. *По оси абсцисс* — время суток; *по оси ординат*: *для кривых 2* — мг воды на мг сухого вещества, *для кривых 1* и *3* — температура.

устойчивости к нагреву при подсушивании памирского мезофита. У этого растения потеря воды даже до 25% не вызывает сдвигов в теплоустойчивости клеток (рис. 3). Это также подтверждает ранее полученные данные, касающиеся мезофитов (Завадская и Денько, 1966).

Установленный факт более высокой устойчивости к нагреву клеток растений из сухих мест обитания по сравнению с растениями из влажных мест требовал более детального исследования. Пытаясь установить характер реакции клеток на дегидратацию, мы остановились на двух видах — *Eurotia ceratoides* и *Dracocephalum heterophyllum*, дающих хорошую разницу по теплоустойчивости клеток у растений, обитающих в различных условиях водоснабжения. Прежде всего были исследованы суточные изменения в содержании воды и теплоустойчивости клеток. Такой анализ давал возможность установить в естественных условиях: влияет ли на повышенную при засухе теплоустойчивость клеток поступление воды, которое происходит в ночное время благодаря большей насыщенности почвы и воздуха влагой по сравнению с дневными часами (Свешникова, 1962). Наблюдения проводились в 8^{30}, 17^{30} и 8^{30}. Результаты измерений представлены

ТАБЛИЦА 4

Влияние водного дефицита на устойчивость клеток листьев к действию различных повреждающих агентов (средние данные из 9 опытов)

Вид	Время суток	Содержание воды в листьях (мг на мг абсолютного сухого вещества): растения сухих местообитаний	растения влажных местообитаний	Разница в содержании воды в листьях растений влажных и сухих местообитаний (в %)	P	Максимальная температура нагрева, при которой еще сохраняется способность клеток к плазмолизу (теплоустойчивость клеток в °C): растения сухих местообитаний	растения влажных местообитаний	Разница в теплоустойчивости клеток у растений сухих и влажных местообитаний (в °C)	P	Устойчивость клеток к ВГД (в атм.)[1]: растения сухих местообитаний	растения влажных местообитаний	Разница в устойчивости к ВГД клеток у растений сухих и влажных местообитаний (в атм.)	P	Устойчивость клеток к этиловому спирту (в мин.): растения сухих местообитаний	растения влажных местообитаний	Разница в устойчивости к этиловому спирту клеток у растений из сухих и влажных местообитаний (в мин.)	P
Eurotia ceratoides	8^{30}	2.56	3.26	22	0.01	56	55	1.0	0.001	2270	2130	140	0.01	110	80	30	0.05
	17^{00}	2.71	3.44	21	0.01	56	55	1.0	0.001	2240	2100	140	0.02	140	80	60	0.001
Dracocephalum heterophyllum	8^{30}	3.84	4.63	17	0.02	57	55	2.0	0.001	—	—	—	—	—	—	—	—
	17^{00}	3.42	4.10	17	0.01	57	55	2.0	0.001	2500	2364	140	0.001	—	—	—	—

[1] ВГД — высокое гидростатическое давление.

на рис. 4, *а*, *б*. У *E. ceratoides* (рис. 4, *а*) в течение суток колебания в содержании воды, независимо от места произрастания растений, не превышают 9%. Изменения в теплоустойчивости клеток растений сухих мест обитания в течение суток не коррелируют ни с водным балансом, ни с температурой среды. Вместе с тем различие в оводненности листьев растений, произрастающих при разном водоснабжении, сохраняется в течение суток и соответственно этому теплоустойчивость клеток в сухих условиях произрастания растений остается неизменно выше на 1.0–1.5° как утром, так и днем. В отличие от *Eurotia ceratoides*, у *Dracocephalum heterophyllum* (рис. 4, *б*) в течение суток происходят достаточно сильные колебания в содержании воды как у растений на сухих местах произрастания, так и у растений влажных мест. Днем на влажных и сухих участках количество воды в листьях снижается на 12%. В ночные часы оводненность листьев растений на влажных местах возрастает на 10%, на сухих — на 18.5%. Уровень теплоустойчивости, однако, почти не колеблется. Следовательно, вода, поступившая в клетку, в течение нескольких часов не оказывает влияния на процессы, с которыми связаны изменения теплоустойчивости клеток. Обращает внимание на себя тот факт, что у растений на влажных местах снижение содержания воды на 12% не вызывало увеличения теплоустойчивости клеток. По видимому, такая степень обезвоживания недостаточна для индукции повышения терморезистентности у этого вида. Как показывает рис. 4, *б*, разница в содержании воды у растений влажных и сухих мест обитания составляет 18–23%.

Подтверждение тому, что высокий уровень теплоустойчивости, возникающий в условиях недостаточного снабжения водой, не снижается одновременно с поступлением воды в клетку, нам удалось получить следующим образом. Были взяты листья *Eurotia ceratoides* с растений из сухих мест произрастания. Теплоустойчивость их клеток равнялась 56.3°. После насыщения клеток водой в течение 60 минут, во влажной камере содержание воды повысилось на 28%, а теплоустойчивость оставалась равной 56.7°. Следовательно, через час после поступления воды в клетку никаких изменений в теплоустойчивости не происходило. Эти данные совпадают с тем, что было обнаружено ранее в эксперименте (Завадская и Денько, 1966).

Кроме того, нам удалось наблюдать, что на третьи сутки после выпавшего дождя содержание воды в листьях растений *E. ceratoides*, растущих на влажных местах, повышается на 38%, т. е. исчезает полностью водный дефицит в клетках. К этому времени теплоустойчивость снижается на 4°. Продолжение опыта показало, что когда интактные листья, насыщенные водой, были затем срезаны и подсушены так, что они потеряли до 20% воды, их теплоустойчивость снова повысилась на 1.5°. В течение дня, когда проводились описываемые опыты, стояла солнечная ветреная погода и растения в естественных условиях снизили содержание воды на 15%. Терморезистентность таких листьев стала выше на 1.1°.

Таким образом, повышение теплоустойчивости клеток при частичной дегидратации как в экспериментальных, так и в естественных условиях обратимо. Снижение уровня терморезистентности после введения воды в клетку происходит постепенно. Это обстоятельство сближает явление, возникающее при обезвоживании, с тепловой закалкой. Как известно (Александров, 1963), тепловая закалка обратима, и выравнивание теплоустойчивости закаленных клеток с контролем происходит через несколько дней после снижения температуры среды. Характерным для тепловой закалки является неспецифический подъем устойчивости клеток. В связи с тем, что после длительного воздействия обезвоживания в эксперименте происходит неспецифическое повышение устойчивости клеток, представляло интерес выяснить, оказывает ли дегидратация клеток в естественных условиях действие, аналогичное действию обезвоживания в эксперименте. Поэтому мы провели исследование влияния дегидратации на устойчивость не только к высокой температуре, но и к высокому гидростатическому давлению у клеток *Dracocephalum heterophyllum*, а у клеток *Eurotia ceratoides*, кроме того, к этиловому спирту. Результаты исследования приводятся в табл. 4. Здесь представлены суммарные данные определений устойчивости, проведенных в утренние и вечерние часы в течение нескольких дней. Оказалось, что у обоих видов разница в содержании воды между растениями сухих и влажных мест обитания остается постоянной как вечером, так и утром. У *E. ceratoides* при недостаточном водоснабжении значительно выше не только теплоустойчивость, но и устойчивость к высокому гидростатическому давлению и этиловому спирту. У *D. heterophyllum* при тех же условиях повышена устойчивость к высокой температуре и высокому гидростатическому давлению. Как показали опыты М. М. Тюриной, проведенные в этом аспекте на *Eurotia ceratoides* и *Artemisia skorniakowii*, у растений сухих мест обитания по сравнению с экземплярами, растущими на поливе, значительно более высокая морозоустойчивость.

Таким образом, недостаточная насыщенность растений водой, возникающая в естественных условиях, приводит к повышению устойчивости клеток к различным повреждающим факторам. Эти результаты соответствуют данным, полученным ранее в экспериментальных условиях (Завадская и Денько, 1966).

Выводы

1. В природных условиях исследовано влияние длительного действия засухи на устойчивость клеток 13 видов восточнопамирских растений: *Ajania tibetica* (Hook. f. et Thoms.) Tzvel., *Artemisia pamirica* C. Winkl., *A. rhodantha* Rupr., *A. santolinifolia* Turcz., *Astragalus chadjanensis* Franch., *Christolea crassifolia* Camb., *Clematis tangutica* (Maxim.) Korsh., *Dracocephalum heterophyllum* Benth., *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey., *Gypsophila capituliflora* Rupr., *Oxytropis chiliophylla* Royle, *Ranunculus pseudohirculus* Schrenk, *Stipa glareosa* Smirn. Среди них лишь *Ranunculus* является памирским мезофитом, который растет только на влажных почвах. Остальные виды растут и на сухих пустынных почвах, и на влажных участках (берега арыков, рек, поливные делянки питомника).

2. При снижении содержания воды в листьях *Ranunculus pseudohirculus* уровень теплоустойчивости их клеток не меняется. У засухоустойчивых видов под влиянием засухи снижается содержание воды и увеличивается терморезистентность. Степень дегидратации, при которой происходит повышение устойчивости к высокой температуре, различна у разных видов.

3. Исследования, проведенные на двух видах, показали, что под влиянием засухи происходит повышение устойчивости клеток не только к действию нагрева, но и к действию высокого гидростатического давления (*Dracocephalum heterophyllum*), у *Eurotia ceratoides*, кроме того, повышается устойчивость к этиловому спирту.

4. При насыщении клеток водой во влажные периоды (ночные часы, выпадение осадков) устойчивость клеток, повышенная под действием засухи, снижается не сразу. В случае выпадения осадков она снижалась через несколько дней.

5. Результаты исследований, проведенных в природе, соответствуют данным, полученным в лабораторных условиях (Завадская и Денько, 1966).

ЛИТЕРАТУРА

А л е к с а н д р о в В. Я. (1955). Цитофизиологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток. Тр. БИНа АН СССР. Сер. IV, Эксперим. бот., 10. — А л е к с а н д р о в В. Я. (1963). Цитофизиологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. БИНа АН СССР. Сер. IV, Эксперим. бот., 16. — А л е к с а н д р о в В. Я. (1965). Реактивное повышение устойчивости клеток к действию повреждающих агентов (адаптация). Цитология, 7, 4. — А л е к с а н д р о в В. Я. и А. Я з к у л ы е в. (1961). Тепловая закалка растительных клеток в природных условиях. Цитология, 3, 6. — Б и б л ь Р. (1965). Цитологические основы экологии растений. Г о л о в и н а Н. В. (1955). Действие высокого гидростатического давления на поперечнополосатую мускулатуру лягушки. ДАН СССР, 105, 6. — З а в а д с к а я И. Г. и Е. И. Д е н ь к о. (1966). Влияние обезвоживания на теплоустойчивость растительных клеток. Бот. журн., 5. — С в е ш н и к о в а В. М. (1962). Водный режим растений и почв высокогорных пустывь Памира. Тр. Памирск. биолог. станц. БИНа АН СССР, 19. — С в е ш н и к о в а В. М. (1965). Основные черты водного режима растений высокогорных пустынь Памира. В сб.: Вопросы биологии и физиологии растевий в условиях высокогорий. Проблемы ботаники, 4. — Т ю р и н а М. М. (1957). Исследование морозостойкости растений в условиях высокогорий Памира. — Ф е л ь д м а н Н. Л. (1960). Влияние раневого раздражения на чувствительность растительвых клеток. В сб.: Вопросы цитологии и протистологии. — Х л е б н и к о в а Н. А. (1937). Химическая природа стойкости растительного организма к воздействию температурного фактора. Тр. Инст. физиолог. растен., 1, 2. — Ш у х т и н а Г. Г. (1965) Влияние температуры среды на теплоустойчивость клеток листьев *Catalpa specio* Warder. и некоторых других растений. Бот. журн., 9. — Я з к у л ы е в А. (1964а). Повышение теплоустойчивости клеток злаков *Aristida karelini* (Trin. et Rupr.) Roshev и *Arundo donax* L. в природных условиях под влиянием высокой температуры среды. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — Я з к у л ы е в А. (1964б). Теплоустойчивость клеток некоторых злаков Туркмевип. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. — H a m m o u d a M. u. O. L a n g e. (1962). Zur Hitzeresistenz der Blätter höherer Pflanzen in Abhängigkeit von Wassergehalt. Naturwiss., 49, 21. — S a p p e r J. (1935). Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. Planta, 23, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова Академии наук СССР
Институт цитологии Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 III 1967).

SUMMARY

It was established by a study of twelve species of plants growing under the conditions of a cold high-mountain desert of the Eastern Pamirs that in plants subjected to water deficiency the heat resistance of cells is higher than in plants growing in humid habitats. When after rainfall the leaves become saturated with water, a gradual decrease of the heat resistance of cells was observed. It was also shown by the studies carried out on two species (*Dracocephalum heterophyllum* and *Eurotia ceratoides*) that under the conditions of drought the leaf cells of the former species became more resistant not only to high temperature, but also to high hydrostatic pressure, while in the latter species the increase of the tolerance of leaf cells to ethyl alcohol was also observed. The results obtained in these studies under the natural conditions are in agreement with those obtained in the course of the experiments in the laboratory (Zavadskaya and Denko, 1966).

УДК 912 : 581.55 : 528.4 : 633.2/.3 : 599.735.3 (571.56)

Р. П. Щелкунова

КАРТИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРНЫХ РАЙОНОВ ЯКУТСКОЙ АССР ПРИ ПРОВЕДЕНИИ ЗЕМЛЕУСТРОЙСТВА ОЛЕНЬИХ ПАСТБИЩ

С 1 картой

R. P. SHCHELKUNOVA. THE MAPPING OF THE VEGETATION IN THE NORTHERN REGIONS OF THE YAKUTIAN A. S. S. R. IN THE COURSE OF THE ORGANIZATION OF THE RATIONAL EXPLOITATION OF REINDEER PASTURES

Целью нашего сообщения было поделиться опытом геоботанического картирования, осуществленного нами на территории Якутской автономной республики.

В 1956—1964 гг. Якутская землеустроительная экспедиция районов Крайнего Севера института «Росгипрозем» в целях проведения землеустройства оленьих пастбищ проводила геоботаническое обследование территории Якутской АССР. Эта огромная территория (2 034 000 кв. км) охватывает зону тундры, подзону северотаежных редкостойных лиственничных лесов и среднетаежных лиственничных лесов. В связи со сложностью рельефа, наличием крупных горных хребтов и плоскогорий, широтная зональность нарушается вертикальной поясностью.

Основная задача геоботанического обследования заключалась в выявлении кормовых достоинств оленьих пастбищ и возможностей их использования, а также в установлении емкости пастбищ по сезонам года, что необходимо для решения вопроса о перспективном развитии оленеводства и организации территории пастбищ.

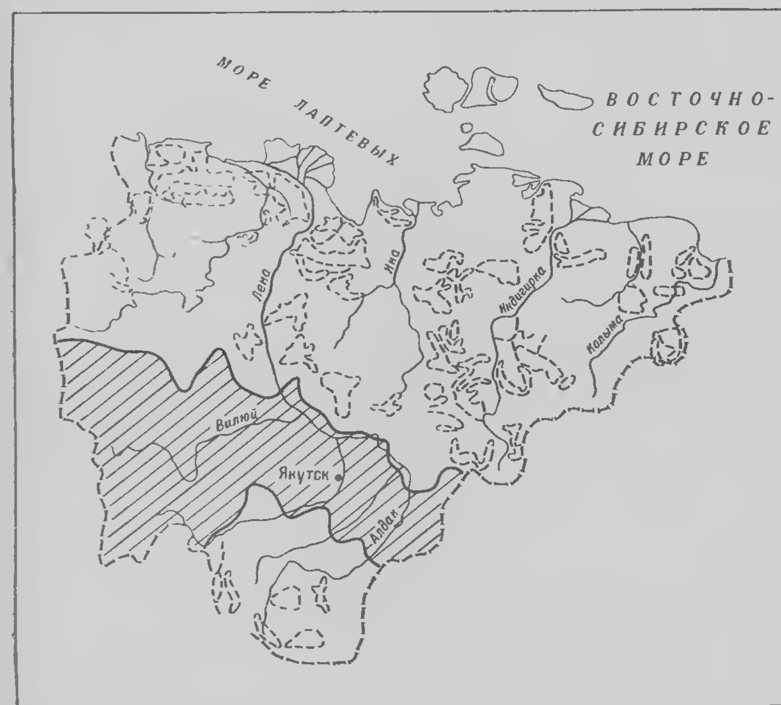
Определению ёмкости пастбищ предшествовало установление ботанического состава кормовых растений, велись фенологические наблюдения, вычислялся валовой и хозяйственный запас кормов, определялась степень доступности и активности пастбищ при выпасе в различные сезоны года, изучалось соотношение зеленых и лишайниковых кормов в рационе оленя.

При пастбищно-геоботаническом картировании обследованной территории были составлены подробные карты м. 1 : 100 000, которые в дальнейшем легли в основу среднемасштабной «Карты растительности Якутской АССР».

Геоботанические обследования (см. карту) проводились по методике, разработанной В. Н. Андреевым (1936а, 1936б, 1939, 1952), многие положения которой в процессе работы неоднократно изменялись и дополнялись. Согласно этой методике, обследование осуществлялось путем сочетания аэровизуальных и наземных работ. Последними было охвачено до 10% всей обследуемой территории (см. карту). Геоботаническими материалами, полученными при наземном обследовании, обычно корректировались и дополнялись аэровизуальные данные.

Как при наземном, так и при аэровизуальном обследовании картирование производилось маршрутным методом. В то время как наземными маршрутами пересекались типичные физико-географические районы, а также наиболее ценные пастбища, сеть аэровизуальных маршрутов была сплошная (через 7—10—14 км).

Аэровизуальные наблюдения наносились на топографическую основу м. 1 : 100 000, а по Нижне-Колымскому району частично использовались аэрофотоснимки м. 1 : 70 000. Картирование проводилось следующим образом. На топооснове по ходу съемочных маршрутов выделяются пастбищно-геоботанические контуры. В каждом контуре согласно классификации, разработанной сотрудниками экспедиции, определяются его компоненты или так называемые геоботанические разности, обозначаемые условными знаками. В основу выделения геоботанических разностей положены два принципа — ботанический и хозяйственный. В ботаническом отношении разность представляет одну ассоциацию или комплекс ассоциаций, закономерно повторяющихся и характеризующих местные особенности географической среды. В хозяйственном отношении разность рассматривается как комплекс ассоциаций, сходных по кормовым признакам.



Схематическая карта аэровизуального и наземного геоботанического обследования, проведенного на территории Якутской АССР с 1956 по 1963 г.

Прерывистая линия — наземные маршруты; *незаштрихованное* — территория сплошного аэровизуального обследования, проведенного через 7—10 (14) км; *заштрихованное* — территория, не охваченная геоботаническим обследованием.

Каждая геоботаническая разность характеризуется качественными и количественными показателями: учитываются виды растений и запасы кормов, покрытие поверхности кормовыми лишайниками определяется в процентах, густота лишайников в лишайниковом пятне — в баллах (баллы соответствуют определенной густоте и высоте лишайников, что устанавливается на основании наземных исследований). Кроме того, в геоботанической разности отмечается истинное покрытие поверхности ивняками, ерниками или другими кустарниками и обилие трав по трем категориям (1 — трав мало, 2 — трав среднее количество, 3 — трав много).

Каждый контур характеризуется таксационной формулой, которая может быть одночленной или многочленной, что зависит от мозаичности растительного покрова. В числителе формулы дается процентное соотношение геоботанических разностей в контуре, в знаменателе — их пастбищные данные. Приведем пример двучленной формулы:

$$\frac{\overset{\vee}{\wedge}\,70 \neq a\,30}{\begin{array}{l}40/2 \quad e-10\\ e-5 \quad m_2\\ u-10 \quad m_1\\ m_1\end{array}}$$

Эта запись означает:

$\overset{\downarrow}{\wedge}$ 70 — пушицево-осоковых кочкарных тундр в контуре 70%;
$\neq a$ 30 — лиственничных моховых редколесий в контуре 30%;
40/2 — покрытие лишайниками 40%, густота лишайников в лишайниковом пятне 2;
$e-5$, $e-10$ — истинное покрытие ерниками 5% и 10%;
$u-10$ — истинное покрытие ивняками 10%;
m_1, m_2 — обилие трав (m_1 — трав мало, m_2 — трав среднее количество).

Размеры геоботанических контуров колеблются от 400 до 1500 га. Границы контуров обусловлены сменой растительности, распределение которой следует в основном за сменой элементов рельефа.

На основе пастбищно-геоботанических карт м. 1 : 100 000 составлены карты м. 1 : 500 000, которые изданы в виде серии карт растительности по отдельным административным районам.

Основная цель карты растительного покрова, как отмечал В. Б. Сочава, вскрыть пространственное размещение биологических закономерностей, обусловливающих хозяйственную продуктивность кормовых угодий, выявить ее с большей подробностью, чем это возможно на универсальных картах (Сочава, 1962).

При составлении указанной карты растительности республики производилась генерализация пастбищно-геоботанических контуров, причем обобщались контуры, сходные по растительности, кормовым запасам и положению в рельефе. В соответствии с генерализацией контуров проводилось обобщение формул. На обобщенной геоботанической карте формула, характеризующая каждый контур, является усредненной и дает представление о его ботаническом содержании и пастбищном значении. В числителе арабскими цифрами (согласно нумерации в легенде) показываются те геоботанические разности (ассоциации, группы ассоциаций и т. д.), которые в данном контуре преобладают; особыми знаками показываются сопутствующие подразделения растительности; знаков может быть два или несколько в зависимости от комплексности растительного покрова.

Кормовая характеристика контура дается в баллах (для лишайниковых кормов) и категориях (для зеленых кормов).

Так, для обозначения обилия лишайников принято пять баллов — 0, I, II, III, IV, что соответственно означает:

0 — лишайники отсутствуют;

I — истинное покрытие лишайниками до 6%, что соответствует хозяйственному запасу в воздушно-сухом состоянии на 1 га до 20 кг; оленеемкость по зимнему сезону при данном хозяйственном запасе составляет 1—4 олене-дня на 1 га;

II — истинное покрытие лишайниками от 7 до 20%, что соответствует хозяйственному запасу на 1 га от 21 до 64 кг; оленеёмкость по зимнему сезону при данном хозяйственном запасе составляет от 5 до 15 олене-дней;

III — истинное покрытие лишайниками от 21 до 40%, что соответствует хозяйственному запасу на 1 га от 65 до 129 кг; оленеёмкость по зимнему сезону при данном хозяйственном запасе составляет от 16 до 25 олене-дней;

IV — истинное покрытие лишайниками более 40%, что соответствует хозяйственному запасу на 1 га от 130 до 300 кг; оленеёмкость по зимнему сезону при данном хозяйственном запасе составляет более 25 олене-дней на 1 га.

Обилие зеленых кормов (травянистых и кустарниковых) отмечается категориями — I, II, III:

категория I — истинное покрытие зелеными кормами в контуре от 2 до 8%, что соответствует хозяйственному запасу на 1 га до 8 кг; оленеёмкость по летнему сезону на 1 га при данном хозяйственном запасе составляет до 2 олене-дней;

категория II — истинное покрытие зелеными кормами в контуре от 9 до 23%, что соответствует хозяйственному запасу на 1 га от 9 до 31 кг; оленеёмкость по летнему сезону при данном хозяйственном запасе на 1 га составляет от 3 до 7 олене-дней;

категория III — истинное покрытие в контуре более 23%, что соответствует хозяйственному запасу на 1 га от 32 до 46 кг; оленеёмкость по летнему сезону на 1 га при данном хозяйственном запасе составляет более 7 олене-дней.

Таблицы с данными по запасам кормов, соответствующими определенным их категориям, прилагаются к карте в виде врезки. При разработке таблиц были использованы все материалы наземного геоботанического обследования, которые в Якутской экспедиции положены в основу при составлении таблиц по вычислению оленеёмкости (учитывались укосы по лишайниковым и зеленым кормам, данные о приросте лишайников, фенологические наблюдения, выборки из бланков пастбищной характеристики и др.).

Кормовая оценка контура дается в знаменателе формулы двумя римскими цифрами: первая — балл количества лишайниковых кормов, вторая — балл количества зеленых кормов. При этом каждое подразделение растительности имеет устойчивую категорию запаса (постоянную оценку в баллах).

Например, формула в контуре может быть такой: $\frac{27\ Ф''}{II - I}$, что означает: 27 — преобладающее в контуре подразделение растительности (пушицево-лишайниково-моховые тундры); Ф″ — сопутствующее в контуре подразделение (разнотравно-злаковые ивняки); II — запас лишайников в целом на контур, который соответствует: а) истинному покрытию от 7 до 20%, б) хозяйственному запасу на 1 га от 21 до 64 кг, в) оленеёмкости по зиме от 5 до 15 голов на 1 га; I — запас зеленых кормов в целом на контур, соответствующий: а) истинному покрытию в контуре от 2 до 8%, б) хозяйственному запасу на 1 га 8 кг, в) оленеёмкости по лету до 2 голов на 1 га.

К карте растительности Якутии разработана легенда, содержащая 245 подразделений. За недостатком места здесь приводится лишь структура легенды. Легенда построена по типологическому принципу (на низких рангах классификации). Картируемые единицы (группы ассоциаций или классы ассоциаций) объединены в формации или классы формаций.

При компановке легенды на высоких рангах учитывался зональный принцип, а также региональные особенности растительности, связанные с крупными подразделениями рельефа. Так, в особые разделы выделена растительность равнин и плато, горных стран, пойменно-террасовая растительность.

Лесотундра как самостоятельная подзона не выделялась. Безлесные участки лесотундры отнесены к зоне тундры, а облесенные — к подзоне северотаежных редкостойных лиственничных лесов. Разделение лесов и редколесий производилось в основном по сомкнутости крон древостоя.

К редколесьям отнесены облесенные массивы с сомкнутостью крон 0.1—0.3; к лесам — с сомкнутостью крон 0.4 и более. Подобное разделение обусловлено рядом хозяйственных моментов, связанных с условиями использования пастбищ под выпас, например с доступностью кормов, активностью использования пастбищ и пр. Ниже приводится структура легенды:

К карте растительности северных районов Якутской АССР [1]

I. Растительность равнин и плато

Зона тундры

Кустарничково-лишайниковые тундры,
Кустарничково-моховые тундры,
Ивняковые тундры,
Ерниковые тундры,
Ольховниковые тундры,
Кочкарные тундры,
Тундровые луговины,
Заболоченные кочкарные тундры,
Грядово-мочажинные болота.
Полигонально-валиковые болота,
Бугристо-мочажинные болота,
Кочковатые болота в сочетании с мелкими осоковыми мочажинами,
Низинные болота,
Гари,
Сельскохозяйственные угодья.

Подзоны северной тайги и лесотундры

Ивняки,
Ерники,
Кедровики (*Pinus pumila*),
Лиственничные редколесья и редины,
Лиственничные редкостойные леса,
Сосновые и сосново-лиственничные леса,
Березовые и березово-лиственничные леса,
Грядово-мочажинные болота,
Полигонально-валиковые болота,
Бугристо-мочажинные и кочковатые болота,
Низинные болота,
Вторичные сообщества на гарях.

II. Пойменно-террасовая растительность равнин и плато

Зона тундры

Луга,
Ивняки,
Ерники,
Бугристо-мочажинные болота,
Полигонально-валиковые болота,
Низинные болота,
Гари.

Подзоны северной тайги и лесотундры

Луга,
Ивняки,
Ерники,
Редкостойные леса и редколесья.
Еловые и елово-лиственные леса,
Березовые и березово-лиственничные леса
Грядово-мочажинные болота,
Низинные болота,
Вторичные сообщества на гарях.

III. Растительность горных стран

Зона тундры

Растительность гольцового пояса,
Кустарничково-лишайниковые тундры,
Кустарничково-моховые тундры,
Кочкарные тундры,
Ивняковые тундры,
Ерниковые тундры.
Горнотундровые луга,
Болота,
Гари.

Подзона северной тайги

Растительность осыпей и скал (гольцовый и лесной пояса),
Пятнистые тундры,
Кустарничково-лишайниковые тундры,
Кустарничковые и мохово-кустарничковые тундры,
Кочкарные тундры,
Ивняковые тундры,
Ерниковые тундры,
Горнотундровые луговины и приозерные луга (аласы),
Подгольцовые кедровники (*Pinus pumila*),
Подгольцовые ольховники,
Ерники лесного пояса,
Болота,
Горные лиственничные редколесья и редины,
Горные лиственничные редкостойные леса,
Сосновые леса,
Березово-лиственничные леса,
Вторичные сообщества на гарях.

IV. Пойменно-террасовая растительность горных долин

Подзона северной тайги

Луга,
Ерники и ивняки,
Лиственничные и тополево-лиственничные леса и редколесья,
Чозениевые леса,
Березово-лиственничные леса,
Низинные болота,
Вторичные сообщества на гарях.
Сельскохозяйственные угодья.

Красочная шкала включает 63 цветовых обозначения. При разработке шкалы каждой формации или классу формаций присваивался свой особый цвет, который различался оттенками в зависимости от зоны растительности и подразделений рельефа (равнины и плато, горы). Например, всем лиственничным редколесьям присвоен оливковый цвет, но лиственничные редколесья, расположенные на равнинах, в горах, на водоразделах или в поймах, отличаются оттенками.

Непосредственно картируемые выделы различаются штриховкой. При подборе цвета и формы штриховки принимается во внимание как ботаническое, так и пастбищное содержание контура. Например, штриховка коричневого цвета наносилась на контуры с лишайниковыми подразделениями растительности, являющимися наиболее ценными пастбищами. Контуры с преобладающими в них травяными кормами имели штриховку зеленого цвета, а с моховыми подразделениями — синего. Форма и направление штриховок также имеют определенное фитоценотическое и пастбищное значение. Так, однотипными штриховками обобщены все кустарничковые подразделения растительности, ивняковые, ерниковые, определенные типы кустарничковых болот и т. д. Однотипные штриховки, наложенные на разные цвета, выявляют географически замещающиеся сообщества.

В заключение следует сказать, что в результате картирования растительности северных районов ЯАССР при проведении землеустройства был собран ценный материал, среди которого немаловажное значение имеют пастбищно-геоботаническая карта м. 1 : 100 000 и карта растительности м. 1 : 500 000.

Возможности как хозяйственного, так и научного использования карты растительности м. 1 : 500 000 довольно широки и разнообразны, в особенности благодаря тому, что в основу ее составления положено сплошное, довольно детальное геоботаническое обследование. Умело пользуясь данной картой растительности, специалисты сельского хозяйства, директора совхозов, председатели колхозов, бригадиры, пастухи смогут осуществлять подбор оленьих пастбищ не только в целом для хозяйства совхоза или колхоза, но и для бригадных сезонных отводов.

Планирующие республиканские органы, основываясь на фактическом материале карты (данных по хозяйственному запасу лишайниковых и зеленых кормов, оленеёмкости на 1 га площади) смогут более правильно, экономично планировать размещение новых хозяйств на неиспользуемых в настоящее время пастбищах, решать вопросы перспективного развития оленеводства, полнее осваивать растительные ресурсы, быстрее развивать экономику района.

Геоботаниками Академии наук СССР, сотрудниками университетов и институтов карта растительности может использоваться при научных исследованиях. Научная ценность ее тем более высока, что она фактически является первым документом, закрывающим белое пятно в изучении растительного покрова северных районов Якутской АССР.

---

[1] Легенда к карте растительности северных районов Якутской АССР была составлена автором статьи совместно с А. Н. Лукичевой и И. В. Савченко.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. (1936а). Первый опыт использования самолета в тундроведении. Бюлл. Арктич. инст., 12. — Андреев В. Н. (1936б). Применение самолета в тундроведении. Бюлл. Арктич. инст., 8—9. — Андреев В. Н. (1939). Методика воздушно-глазомерного обследования оленьих пастбищ. Сер. «Оленеводство», 12-2, 12-4. — Андреев В. Н. (1952). Применение аэрометодов для геоботанического картирования и инвентаризации кормовых площадей. Бот. журн., 6. — Геоботаническая карта СССР. (1954). М. 1 : 4 000 000. Под редакц. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. — Исаченко Т. И. (1962). Принципы и методы генерализации при составлении геоботанических карт крупного, среднего и мелкого масштаба. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. — Лукичева А. Н. (1962). Принципы подбора цветовых обозначений для мелкомасштабных геоботанических карт. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. — Сочава В. Б. (1962). Вопросы картографирования в геоботанике. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. — Темноев Н. И. (1961). Геоботанические исследования на севере Якутии в связи с землеустройством оленьих пастбищ. Бот. журн., 10. — Щелкунова Р. П. (1962). Использование аэрометодов при составлении пастбищных геоботанических карт на Крайнем Севере. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования.

Якутская землеустроительная экспедиция
районов Крайнего Севера
института «Росгипрозем»,
г. Дудинка.

(Получено 15 IV 1966).

SUMMARY

A geobotanical investigation of the extreme northern regions of the Yakutian A.S.S.R. ..i the purpose of organization of rational exploitation of reindeer pastures was carried out during the period from 1956 to 1964 by the Yakutian expedition of the Russian State Institute of land exploitation planning. In the course of this investigation geobotanical maps of pastures were composed. These maps served as a basis for the map of vegetation of the northern regions of the Yakutian A.S.S.R.

A characteristic feature of this map is that the economic data are superimposed upon the botanical data. The explanation to the map comprises 245 items and is based on the typological principle. The scale of colour designations to the map contains 63 different colours.

The maps composed by the expedition are convenient for the specialists in Agriculture. They can be used by the planning organizations of the Yakutian Republic, by the scientific workers of academic institutions etc.

УДК 576.8 : 581.526.45/631

И. С. Скалон

МИКРООРГАНИЗМЫ МЕЛКОЗЛАКОВО-РАЗНОТРАВНОГО ЛУГА ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СПОСОБАХ ЕГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ [1]

I. S. SKALON. THE MICRO-ORGANISMS OF A SHORTGRASS-HERBACEOUS MEADOW IN CASES OF DIFFERENT WAYS OF ITS EXPLOITATION

С 4 рисунками

Несмотря на большое количество работ по почвенной микробиологии (Исакова, 1940; Красильников, 1944, 1954, 1958; Березова, 1950; Мишустин, 1950, 1954; Березова и др., 1964, и др.), микроорганизмы биоценозов и их взаимосвязь с высшими растениями в сообществах изучены слабо. Для выяснения динамики биоценозов, многие процессы которых тесно сопряжены с жизнедеятельностью микроорганизмов, необходимы комплексные исследования.

Настоящее исследование проводилось на научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в пос. Отрадное (Карельский перешеек Ленинградской обл.) на суходольном мелкозлаково-разнотравном лугу с преобладанием *Agrostis vulgaris*, *Anthoxanthum odoratum* и *Alchemilla pastoralis* с примесью *Alopecurus pratensis*. Эта работа составляла часть темы «Сезонная разногодичная и сукцессионная динамика лугового фитоценоза в зависимости от различных мер воздействия», которая выполнялась геоботаниками БИНа с 1955 по 1964 г. Задачей наших исследований было выяснение влияния на микроорганизмы почвы и ризосферы различных способов воздействия на луговой ценоз.

Исследованные участки располагаются на южном склоне верхней части второй террасы озера Отрадное, в месте ее перехода в коренной берег. Этим объясняется сильная пестрота почвообразующих пород и почв по их механическому составу, степени оподзоливания, мощности перегнойного горизонта и т. д. Здесь распространены различные подтипы и разновидности дерново-подзолистых почв — от песчаных до суглинистых. Опытный участок и луга ближайших окрестностей являются выродившимися старосеянными лугами.

Возделывание сельскохозяйственных культур на протяжении длительного времени с последующим залужением всего массива в известной мере выровняло неоднородность верхних почвенных горизонтов. Поэтому травостой лугового массива за 10 лет остался в основном без изменений (Макаревич и др., 1967).

Площадь каждого опытного участка составляла 100 м². Схема опытов была следующей: 1) участок с ранним сроком сенокошения — в первую декаду июня, во время цветения *Anthoxantum odoratum* и *Alopecurus pratensis*; 2) участок с обычным для района сроком сенокошения — в се-

[1] Материалы статьи доложены на II Всесоюзном совещании по экспериментальной геоботанике в мае 1965 г. в Ленинграде.

редине июля, во время цветения большинства видов растений (контроль); 3) участок с поздним сенокошением — в начале сентября; 4) участок, оставленный без сенокошения; 5) участок, удобряемый ежегодно путем поверхностного внесения (ранней весной и после сенокоса) минеральных удобрений — NPK; 6) участок, так же удобряемый, но с подсевом (в 1955 г.) райграса высокого *Arrhenatherum elatius*; 7) участок, неудобряемый (контроль).

По данным В. Н. Макаревич, А. О. Джалиловой и др. (1968), наиболее сильные изменения в растительном сообществе за 10 лет произошли на удобренном NPK и нескашиваемом участках.

Микробиологические исследования выполнялись лишь в последние два года (1963—1964 гг.) и проводились нами в комплексе с геоботаниками и почвоведами. Полученные данные сравнивались с данными контрольных участков с обычным сроком сенокошения и неудобренного.

Методика исследования

Весной, летом и осенью из горизонтов Ad и A почвенных разрезов брали пробы почв. Одновременно по диагонали на каждом участке брали 5 проб ризосферы. Для анализа использовали по 5 г почвы (в пересчете на абсолютно сухую). Общее количество микроорганизмов мы определяли на мясопептонном и крахмально-аммиачном агаре; на последнем учитывались также актиномицеты. Спорообразующие бактерии выращивали на смеси мясопептонного агара и сусло-агара (1 : 1). Азотобактер и олигонитрофильные бактерии выращивали на среде Эшби с дрожжевым автолизатом, грибы — на сусло-агаре. Приведенные в статье данные являются средними за два года наблюдений.

Влияние сроков сенокошения на видовой состав почвенных микроорганизмов

В зависимости от сроков скашивания — раннего, позднего или отсутствия его в течение длительного времени (10 лет), изменения в составе, структуре и продуктивности сообщества оказались различными (Макаревич и др., 1968). Различия в составе травостоя опытных участков, возникшие в результате различных способов использования луга, по нашим наблюдениям, оказали влияние также и на микроорганизмы почвы и ризосферы.

Прежде всего мы остановимся на изменении видового состава микробов. Наиболее подробные исследования мы провели на двух участках: с обычным сроком сенокошения и без сенокошения. На участке с обычным сроком скашивания (контроль), по данным геоботанических исследований за 10 лет, сколько-нибудь существенных изменений в составе и структуре травостоя не произошло. Как на лугу в его исходном состоянии, так и через 10 лет, преобладали *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis vulgaris* и *Alchemilla pastoralis*. За этот период несколько уменьшилось участие в травостое *Alopecurus pratensis* и произошло разрастание мхов. На участке без сенокошения за этот же период изменения были настолько велики, что можно предполагать начало формирования новой растительной группировки.

В табл. 1 приводится видовой состав микробоценоза на некосимом участке. Бросается в глаза большое разнообразие видов микроорганизмов, развивающихся в ризосфере данного сообщества.

Следует указать, что в ризосфере мы всегда обнаруживали больше видов и более высокую численность микробного населения, чем в почве вне ризосферы. В исследуемом сообществе такие роды, как *Bacillus* и *Pseudomonas*, представлены наибольшим числом видов — по 8, *Lactobacterium* и *Chromobacterium* представлены 1 видом каждый. Необходимо особо указать, что в составе данного микробоценоза мы также обнаружили *Azotobacter chroococcum*, которого на других участках не находили. Обилие отдельных видов микроорганизмов в почве и ризосфере, определяемое по частоте встречаемости, не одинаково. Представители рода *Bacillus* оказались в большем количестве по сравнению с другими. Весьма в заметных количествах здесь развивались также бактерии из рода *Pseudomonas* и актиномицеты. Численность микроорганизмов остальных родов была ниже.

Отсутствие сенокошения в течение длительного времени способствовало накоплению на поверхности почвы большого количества ветоши и подстилки в различных стадиях разложения. Это также способствовало более обильному развитию не только бактерий и актиномицетов, но и микроскопических грибов (табл. 2). Последние с поверхности проникали в глубь почвы и в ризосферу растений.

Из грибов мы выделили представителей 8 родов (подробные сведения о грибах будут даны в другой работе). Такие роды, как *Alternaria*, *Fusarium*, *Trichoderma* и особенно *Penicillium*, численно преобладали над другими. Они всегда являлись компонентами микробоценоза в растительном сообществе там, где травостой не отчуждался и где в составе его доминирующую роль играли верховые злаки *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata* и другие при одновременном увеличении количества корневищных и корневищнодерновинных видов. На развитие микробоценоза (на состав и численность видов) указанного сообщества в известной мере

ТАБЛИЦА 1

Микроорганизмы, преобладающие в ризосфере растений нескашиваемого в течение 10 лет участка луга

Виды	Встречаемость в процентах от количества выделенных культур
Actinomyces albus (Ressi-Doria) Gasper.	25—33
A. albido-flavus Duché	4—8
A. flavus Krain.	7—14
A. fumosus Krass.	2—3
A. globisporus Krass.	15—24
A. longisporus Krass.	9—12
A. longisporus griseus Krass.	6—9
Mycobacterium album Söhn.	4—7
M. globiforme (Conn) Krass.	6—9
M. hyalinum Söhn.	1—2
M. mucosum Krass.	3—5
Lactobacterium plantarum Orla-Jens.	0.3—0.7
Pseudomonas agille (Nels.) Krass.	17—26
P. aurantiaca Nachimow	7—11
P. denitirificans (Christ.) Berg.	13—21
P. fluorescens Mig.	20—42
P. herbicola (Bour. et Dugg.) Krass.	2—5
P. liquefaciens Mig.	9—13
P. longa Mig.	0.4—2
P. melochlora Mig.	3—5
Bacterium albidum (Mc Beth) Krass.	12—17
B. album (Copel.) Krass.	12—29
B. candicans Mig.	3—7
B. liquefaciens (Eisenb.) Krass.	2—9
Chromobacterium diffusum (G. et P. Frankl.) Krass.	4—7
Azotobacter chroococcum Beijer.	Встречается редко
Bacillus agglomeratus Mig.	7—11
B. brevis Mig.	4—16
B. cereus P. Frankl.	11—25
B. filaris Mig.	14—24
B. idosus Burch.	2—3
B. megatherium De Bary	10—19
B. mesentericus Trev.	20—34
B. mycoides Flügge	6—9

ТАБЛИЦА 2

Микроорганизмы, преобладающие в ризосфере растений на участке с обычным сроком скашивания травостоя

Виды	Процент от количества выделенных культур
Actinomyces albidus (Duché) Krass.	4—8
A. albus (Rossi-Doria) Gasper.	20—28
A. longisporus Krass.	9—17
Mycobacterium oligonitrophilum Krass.	1—4
Pseudomonas agile (Nelson) Krass.	7—11
P. caudatus (Wright) Conn.	9—19
P. chrysea Mig.	1—3
P. longa Mig.	9—13
Bacterium agile Jens.	7—18
B. album (Copel.) Krass.	4—20
B. geminum (Bergey et al.) Krass.	1—8
B. liquefaciens (Eisenb.) Krass.	17—22
B. parvulum Conn.	6—10
Bacillus aurantius (Sack) Berg. et al.	11—21
B. cereus Frankl.	8—19
B. filaris Mig.	7—18
B. megatherium De Bary	11—20
B. mesentericus Trev.	14—23
B. mycoides Flügge	0.6—11

могли влиять также почвенные условия участка. Содержание гумуса и некоторых химических элементов (K, P и др.) здесь было несколько выше; вместе с тем гидротермические условия тут были менее благоприятными, чем на других участках (ранней весной и во время дождей здесь наблюдается переувлажнение почвы).

Как уже отмечалось выше, существенных изменений в составе и структуре травостоя с обычным сроком сенокошения не произошло. Микробоценоз этого сообщества отличается от предыдущего. Это отличие состоит прежде всего в том, что здесь набор видов наиболее часто встречающихся микроорганизмов более ограничен. Некоторые виды (*Actinomyces albidus*, *Mycobacterium oligonitrophilum*, *Pseudomonas caudatus*, *Bacterium parvulum*, *Bacillus aurantius*) более распространены на этом участке, а другие, наоборот, в данном сообществе встречаются редко или совсем не обнаруживаются (тогда как в предыдущем ценозе они постоянно присутствуют, это — *Actinomyces flavus*, *A. globisporus*, *A. longisporus griseum*, *Pseudomonas agile*, *P. denitrificans*, *P. fluorescens*).

Обилие одних и тех же видов микроорганизмов в обоих сообществах также неодинаковое. Некоторые из них имеют бо́льшую численность на опытном, без сенокошения, участке (*Actinomyces albus*, *Pseudomonas agile*, *Bacterium album*, *Bacillus cereus*, *B. mesentericus*) и меньшую на контрольном участке с обычным сроком укоса; другие же виды микроорганизмов лучше развиваются на первом участке и слабее на втором (*Actinomyces longisporus*, *Pseudomonas longa*, *Bacterium liquefaciens*).

Нами установлены также резкие различия в составе микофлоры на обоих участках. Грибов было значительно меньше на участке с обычным сроком отчуждения травостоя, где на поверхности почвы не происходило накопления большого количества ветоши и подстилки, которые из-за их химического состава могут использоваться прежде всего грибами, обладающими мощным ферментативным комплексом.

Следует указать, что на видовой состав микроорганизмов растительных сообществ сильное влияние оказывают взаимоотношения между высшими и низшими растениями (Беккер и Янгулова, 1960; Скалон, 1968а, 1968в).

Влияние сроков сенокошения на численность почвенных микроорганизмов

Изменения в травостое различных участков оказали значительное влияние на развитие микроорганизмов почвы и ризосферы. Данные о микроорганизмах почвы приводятся в другой статье (Макаревич и др., 1968), здесь же мы изложим вкратце результаты исследования микроорганизмов в ризосфере.

Численность микроорганизмов в ризосфере изученных участков была ненамного выше, чем в дерновом горизонте почвы. Это свидетельствует о том, что дерновый горизонт исследованных почв содержал достаточное количество веществ, необходимых высшим и низшим растениям.

В ризосфере на участках с поздним сенокошением (*III*) и без него (*IV*), как и в почве, отмечена наибольшая численность микробного насе-

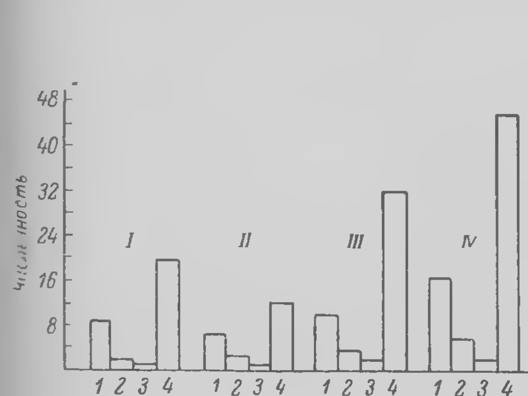


Рис. 1. Численность микроорганизмов в ризосфере (млн. клеток в 1 г абс. сухой почвы; среднее за 2 года).

Участки: *I* — срок сенокошения обычный (контроль), *II* — ранний, *III* — поздний, *IV* — без сенокошения; *1* — общее количество микроорганизмов (на МПА), *2* — актиномицеты, *3* — микроскопические грибы, *4* — олигонитрофильные микроорганизмы.

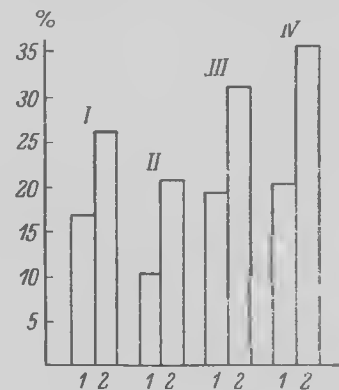


Рис. 2. Численность спорообразующих бактерий и актиномицетов в ризосфере (в процентах от общего количества микроорганизма на МПА, среднее за 2 года).

1 — спорообразующие бактерии, *2* — актиномицеты. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ления (рис. 1). Здесь было особенно много олигонитрофильных бактерий; количество их достигало соответственно 32 и 45 млн клеток в 1 г абсолютно сухой почвы. Из них многие способны фиксировать азот воздуха (Скалон, 1968б). На участках с обычным (*I*) и ранним сенокошением (*II*) эти бактерии также преобладали и составляли 20 млн на *I* и 12 млн на *II* участках в 1 г почве.

В таком же направлении изменялось в ризосфере содержание бактерий, растущих на белковых средах; их было больше на некосимом (*IV*) и поздно скашиваемом (*III*) участках и несколько меньше на остальных участках (*I* и *II*). Численно они уступают олигонитрофильным бактериям. Микрофлора ризосферы в основном представлена неспорообразующими бактериями. Споровых форм оказалось относительно мало — от 10 до 20%, и их распространение на различных участках менялось незначительно.

Актиномицетов (рис. 2) наблюдалось больше в ризосфере нескашиваемых в течение 10 лет растений (*IV*), несколько меньше в вариантах с ранним сенокосом (*II*), при обычном (*I*) и позднем сенокошении (*III*), где их было примерно одинаковое количество. Аналогично этому шло изменение количества грибов в ризосфере.

Микроорганизмы ризосферы подвержены сезонным изменениям. Более резко изменялась численность бактерий (рис. 3) и в меньшей степени актиномицетов (рис. 4). В мае максимальное количество бактерий было на

участке без сенокошения (IV), а минимальное — на контрольном (I) — с сенокошением в обычный срок. Участки с ранним и поздним сенокошением занимали промежуточное положение, находясь по численности бактерий ближе к контрольному (рис. 3). В июне число бактерий резко возросло на контрольном участке (I) и постепенно, весь июнь, июль и август, увеличивалось на участке с поздним сенокошением (III), где растения вегетировали до конца сентября. В этот же период на участках с ранним сенокосом (II) и без него, а в июле на контрольном участке шло снижение количества бактерий в ризосфере (быстро на I и II участках и более медленно на IV участке). В конце июля на этих трех участках количество бактерий было близко к минимуму и постепенно снижалось еще более до конца вегетации.

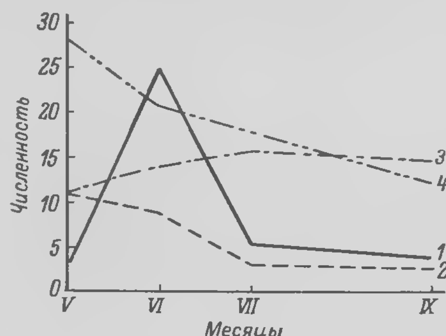


Рис. 3. Динамика численности бактерий в ризосфере (на МПА; в млн. клеток в 1 г абс. сухой почвы; среднее за 2 года).

Обозначения те же, что на рис. 1.

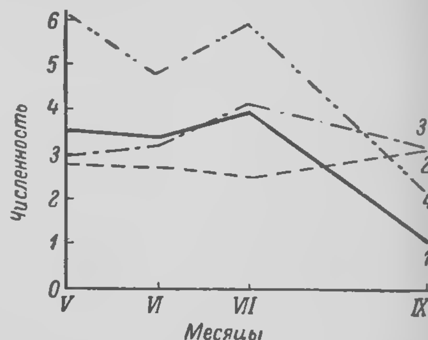


Рис. 4. Динамика численности актиномицетов в ризосфере (в млн. клеток в 1 г абс. сухой почвы; среднее за 2 года).

Обозначения те же, что на рис. 1.

Нам представляется, что, кроме влияния почвенных и погодных условий, первостепенной причиной изменения численности бактерий ризосферы является изменение физиологического состояния растений. При раннем (в первую декаду июня) скашивании (II участок) растения ослабляются, но продолжают вегетировать весь сезон. Поэтому не происходит быстрого отмирания бактерий в ризосфере. Растения, скашиваемые после достижения фазы цветения (на I участке, с обычным сроком сенокошения), физиологически изменяются еще больше, у них уменьшается количество корневых выделений, и в этот период в их ризосфере многими исследователями наблюдалось резкое уменьшение количества бактерий.

На III участке, с поздним сенокошением (в сентябре), кроме корневых выделений, в почву попадали органические вещества ветоши и опада, что также способствовало развитию бактерий. Количество всей массы растений (надземной и подземной), являющейся энергетическим материалом для бактерий, сходное на участке с ранним и поздним сенокошением. Численность же ризосферной микрофлоры на этих участках разная. Эти различия, очевидно, в значительной мере связаны с различиями в физиологическом состоянии растений на этих участках (в частности, с их корневыми выделениями).

На некосимом участке наряду с влиянием самих растений на микроорганизмы ризосферы и почвы огромное значение имеет наличие в травостое большого количества опада, обилие подземных органов растений, высокое содержание гумуса, а также наличие в почве в достатке химических питательных веществ (Макаревич и др., 1968).

Определенная закономерность наблюдается в сезонной динамике актиномицетов. Находясь в антагонистических отношениях с некоторыми бактериями, актиномицеты энергичнее размножаются в те периоды, когда размножение бактерий ослабевает.

В зависимости от сроков сенокошения (и при отсутствии последнего) изменялась также численность различных групп микроорганизмов и активность некоторых процессов в почве, возбудителями которых они являлись (эти вопросы будут рассмотрены в специальной статье).

Влияние минеральных удобрений

На ряде участков геоботаниками испытывалось влияние на травостой больших доз минеральных удобрений: сульфата аммония 200 кг на гектар, калийной соли 200 кг и фосфоритной муки 500 кг. Удобрения вносились поверхностно, в два приема ранней весной и летом после сенокошения. Известкование почвы не проводилось. Анализы ризосферы показали, что одни минеральные удобрения мало влияли на общую численность микроорганизмов: на неудобренном (контрольном) участке в почве было 3 млн, а в ризосфере 5 млн клеток в одном грамме; на удобренном — соответственно 4 и 7 млн. Различные группы бактерий по-разному реагировали на внесение минеральных удобрений без органических. Численность бактерий, растущих на белковых средах, несколько увеличивалась, а количество актиномицетов и олигонитрофильных бактерий снижалось.

Интересные результаты нами были получены на удобренном участке с подсевом райграса. Здесь минеральные удобрения обеспечили наибольший урожай надземной и подземной массы растений. Развитие микроорганизмов в данном случае было также лучше. Количество их клеток достигало 12 млн в 1 г почвы.

Ингибирующее действие физиологически кислых минеральных удобрений (при их длительном применении) на микроорганизмы в песчаных и супесчаных почвах отмечено ранее (Мишустин и Прокошев, 1949; Виноградова, 1956). Угнетение бактерий происходит в силу изменения обменной кислотности и pH в почве; на удобренном (без известкования) участке он был очень низким — 3.9, контрольный неудобренный участок имел pH 5.2. Так как в течение 10 лет почва не известковалась, то на остальных изученных участках реакция среды была также кислая — pH был ниже 5. Это отрицательно сказалось на разложении клетчатки (обеззоленных фильтров) в полевых условиях. За 4 месяца на участках с различными сроками сенокошения разложилось лишь от 5 до 15% клетчатки. Азотные минеральные удобрения ускорили этот процесс даже в кислой почве: на удобренном участке за указанный срок разложилось 45% клетчатки, на удобренном с подсевом райграса — 52%. На неудобренном участке, где опыт по разложению клетчатки нами ставился с одновременным внесением мела в почву (pH — 6.2), разложение клетчатки было более энергичным и достигало 81%. Таким образом, активность целлюлозоразлагающих бактерий в условиях нашего опыта зависела больше от величины pH в почве, чем от внесения минеральных удобрений.

Результаты исследования подтверждают наличие тесной взаимозависимости высших и низших растений в фитоценозе.

Изменения состава растительных сообществ и физиологических свойств растений, вызванные различными способами воздействия на них (разные сроки скашивания или его отсутствие в течение длительного времени), оказали влияние на численность и активность микроорганизмов в ризосфере. Существенное значение для жизнедеятельности микроорганизмов в ризосфере имели также изменения экологических условий в результате внесения минеральных солей, сдвигов кислотности в почве и других факторов. Следует считать обязательным при постановке опытов с минеральными удобрениями, особенно с физиологически кислыми солями, проводить известкование почвы.

Ризосферные микроорганизмы посредством образования биологически активных веществ ускоряли прорастание семян и рост изученных растений (результаты этих опытов сообщаются в другой статье).

ЛИТЕРАТУРА

Беккер З. Э., Н. В. Янгулова. (1960). О некоторых факторах, влияющих на распространение грибов в ризосфере растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., XV, 4. — Березова Е. Ф. (1950). Взаимоотношение растений с микроорганизмами почвы. Агробиология, 5. — Березова Е. Ф., Л. М. Доросинский, Ю. С. Бородулина и др. (1964). Сущность действия бактериальных удобрений. Доклады к VIII международн. конгрессу почвоведов. Физика, химия, биология и минералогия почв СССР. — Виноградова Т. А. (1956). Микробиологические процессы в почвах культурных пастбищ и активация их при внесении органических удобрений. Изв. АН ЭстССР, сер. биолог., 2. — Исакова А. А. (1940). Об отборе корнями растений специфической микрофлоры. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, III, 2. — Красильников Н. А. (1944). Влияние растительного покрова на микробный состав почвы. Микробиология, XIII, 5. — Красильников Н. А. (1954). Микроорганизмы и плодородие почв. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2. — Красильников Н. А. (1958). Микроорганизмы почвы и высшие растения. — Макаревич В. Н., А. О. Джалилова, И. В. Игнатенко, В. П. Кириллова и И. С. Скалон. (1968). Экспериментальное изучение реакций лугового сообщества на различные формы воздействий. Тр. II Всес. совещ. по эксперимент. геоботанике. — Мишустин Е. Н. (1950). Учение Докучаева—Костычева—Вильямса о почве и вопрос о составе микроорганизмов в растительных формациях. Микробиология, XIX, 1. — Мишустин Е. Н. (1954). Закон зональности и учение о микробных ассоциациях почвы. Усп. совр. биолог., 37, 1. — Мишустин Е. Н., В. Н. Прокошев. (1949). Изучение состава почвенной микрофлоры в результате длительного применения удобрений. Микробиология, XVIII, 1. — Скалон И. С. (1965). Микробиологическая характеристика ризосферы растений естественных сообществ сухостепной и пустынно-степной зон Центрального Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 17. — Скалон И. С. (1968а). Изучение микробных синузий биоценозов сухостепной и пустынностепной подзон центрального Казахстана. В кн.: Растительные сообщества и животное население степей Центрального Казахстана. — Скалон И. С. (1968б). Азотфиксирующие микроорганизмы и биологическая активность почвы и ризосферы степных и пустынных растительных сообществ. Тр. Всес. совещ. по биолог. продуктивности наземных растит. сообществ. — Скалон И. С. (1968в). Взаимовлияние растений и микроорганизмов в мелкозлаковом растительном сообществе. Тр. II Всес. совещ. по эксперимент. геоботанике. — Скалон И. С., Л. В. Добровольская. (1961). Микроорганизмы ризосферы растений сухостепной и пустынностепной подзон Казахстана. В кн.: Матер. Казахстанск. конф. по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения. . .».

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 7 VI 1966).

SUMMARY

The object of this study was the effect of different methods of grassland management and exploitation and also of interference of man with the meadow phytocoenoses on the soil and rhizosphere micro-organisms. A series of experiments was carried out in which the regime of hay harvesting and the application of fertilizers were varied. The abundance of micro-organisms in the soil and the rhizosphere and also the proportion of different species in the cultures isolated were determined.

УДК 581.132 : 620.4/535.1(477.95)

С. А. Станко, В. С. Хазанов, А. А. Шахов и Д. М. Шишов

ФОТОЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

S. A. STANKO, V. S. KHAZANOV, A. A. SHAKHOV AND D. M. SHISHOV. SPECIFIC PHOTO-ENERGETIC CHARACTERISTICS OF CERTAIN PLANTS INDIGENOUS TO THE SOUTH COAST OF CRIMEA

Использование лучистой энергии растением на различные физиологические процессы представляет собой все еще мало разработанную проблему. Изучая вопросы фотоэнергетики растений мы, в частности, обращаем внимание на спектральные свойства растений. Исследования, проведенные на Крайнем Севере (Шахов, Станко и др., 1959; Шахов, Хазанов, Станко, 1961; Станко, 1963), на Памире (Шахов, Хазанов и др., 1962; Шахов, Станко, Хазанов, 1962) и на Арагаце (Шахов и др., 1963), указывают на те стороны связи растения со светом, какие до этого были мало изучены. Помимо значения в жизнедеятельности растений пограничных с видимым светом областей — ближней инфракрасной радиации и ультрафиолетовых лучей, мы обращаем внимание на зависимость спектральных свойств растений от условий среды. С этой точки зрения представляло интерес выяснить, какими фотоэнергетическими особенностями характеризуются экологические группы растений Южного берега Крыма.

Растительность Южного берега Крыма представлена главным образом вечнозелеными растениями, объединяемыми в две большие группы: ксерофиты и мезофиты. Различия между этими группами растений, как известно, выявлены в анатомическом и морфологическом строении их листовых пластинок, а также в интенсивности физиологических процессов. Известно, что структура листа отражает влияние различных факторов: засухи, суховеев, корневого питания, водного режима почвы и т. д. Однако исследователи менее всего уделяли внимания световому фактору, оказывающему значительное влияние на структуру листа. Между тем ксерофитизм растений возникает не только в условиях сухости почвы или воздуха, но и при высокой интенсивности солнечной радиации.

Поверхность листьев, структура их тканей, расположение и количество пигментов определяют различия в спектральных свойствах и интенсивности фотосинтеза ксерофитов и мезофитов.

Спектральные свойства растений Южного берега Крыма изучали ранее И. А. Шульгин, А. Ф. Клешнин, И. П. Щербина (1959). Однако эти авторы имели возможность исследовать спектральные свойства только в интегральном потоке солнечной радиации и не изучали состав пигментов, влияющих на оптическую плотность листьев и интенсивность фотосинтеза.

Спектральные свойства растений мы изучали с помощью портативной фотоинтегрирующей сферы со сдвоенными интерференционными светофильтрами по ранее описанной методике (Шахов, Хазанов, Станко, 1961), лучистую энергию измеряли другой сферой, описанной позже (Шахов,

Хазанов, Станко, 1965), фотосинтез — усовершенствованным прибором конструкции Славика и Чацкого (Čatsky u. Slavik, 1958), пигменты — хроматографически по методике Сапожникова с сотр. (1956, 1959) на спектрофотометре СФ-4.

Для исследований мы брали листья с ветвей южной стороны крон деревьев на высоте 1.5—2 м. Измерение спектральных свойств листьев проводили в 2—3-кратной биологической повторности в околополуденное время, когда интенсивность и спектральный состав солнечной радиации почти не меняются. Окончательные результаты по отражению, пропусканию и поглощению лучистой энергии листьями выражены в процентах от падающей радиации. Ошибка измерений спектральных свойств составляет ±1%.

Интенсивность фотосинтеза изучали в 3—5-кратной биологической повторности у тех же листьев, на которых исследовали спектральные свойства, а затем в них же в двухкратной повторности определяли содержание пигментов.

А. М. Кормилицын [1] выделил следующие группы растений по степени их требовательности к влаге и устойчивости к засухе: I. Вечнозеленые лиственные: а) самые устойчивые — дуб каменный, лавр благородный; б) менее устойчивые — дуб пробковый, земляничник крупноплодный; в) не устойчивые, без полива не растущие — магнолия крупноцветная, лавровишня португальская. II. листопадные: а) самые устойчивые, дичающие на юге Крыма — айлант (китайский ясень), смоковница обыкновенная (инжир); б) малоустойчивые, без полива растущие только на глубоких почвах, в балках — лещина обыкновенная, сирень венгерская; в) не устойчивые обязательно требующие полива — ива вавилонская, каштан конский, липа крупнолистная.

Спектральные свойства листьев растений

Из групп мезофитов и ксерофитов нами изучено свыше 30 видов травянистых, кустарниковых и древесных, а также плодовых. Характеристика спектральных свойств (отражение, пропускание и поглощение света) у этих групп различна, но в области максимального поглощения (синие 440—480 ммк и красные лучи 650—670 ммк) различия невелики. Для группы мезофитов характерным является несколько большее спектральное пропускание во всех длинах волн по сравнению с отражением. Группа ксерофитов, наоборот, отличается значительно меньшим спектральным пропусканием, чем отражением. Ксеромезофиты занимают как бы промежуточное положение между группой мезофитов и ксерофитов (табл. 1).

Как видно из табл. 1, спектральные свойства листьев указывают на различие этих групп растений. Наименьшие различия наблюдаются в ультрафиолетовой, сине-фиолетовой и красной областях спектра, наибольшие — в зелено-желтой, далекой красной и ближней инфракрасной областях. Несмотря на довольно большое отражение света листьями ксерофитов во всех длинах волн, поглощение света у них больше, чем у мезофитов. Особенно значительное увеличение поглощения наблюдается в зелено-желтой, далекой красной и ближней инфракрасной части спектра.

С увеличением ксероморфности структуры листа поглощение света увеличивается. Это особенно отчетливо наблюдается в зелено-желтой и далекой красной областях спектра, несмотря на то что отражение у некоторых видов растений, имеющих глянцевую поверхность (магнолия, лавр благородный, дуб каменный и др.), несколько увеличивается. Увеличение поглощения лучистой энергии, связанное с ксерофитизацией листьев, по-видимому, имеет биологический смысл. Ксерофитизация

[1] Авторы выражают благодарность заведующему отделом дендрологии Никитского ботанического сада А. М. Кормилицыну и научному сотруднику Д. М. Михайленко за любезно предоставленную возможность провести настоящее исследование и за консультацию при выборе объектов исследования.

ТАБЛИЦА 1

Спектральные свойства листьев некоторых ксерофитов и мезофитов Южного берега Крыма 19—21 мая 1961 г.

I. Ксерофиты

ммк	Дуб каменный *Quercus ilex* L.			Дуб пробковый *Quercus suber* L.			Лавр благородный *Laurus nobilis* L.			Земляничник крупноплодный *Arbutus unedo* L.			Смоковница обыкновенная *Ficus carica* L.		
	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение
400	2.8	0.6	96.6	3.6	0.1	96.3	4.2	1.0	94.8	4.7	1.3	94.0	0.2	0.2	97.0
434	2.3	0.6	97.1	5.2	0.4	94.4	4.4	2.0	93.6	4.7	1.4	93.9	3.8	0.9	95.3
548	7.4	6.0	86.6	7.6	5.5	86.9	7.7	3.4	88.9	10.0	5.5	84.5	8.8	8.7	92.5
578	5.5	4.2	90.3	5.9	3.2	90.9	6.3	2.0	91.7	7.6	3.8	88.6	6.5	5.6	87.9
621	4.0	2.4	93.6	3.7	2.1	94.2	5.0	1.3	93.7	5.6	2.0	92.4	4.2	3.7	92.1
645	3.5	2.2	94.3	4.0	2.0	94.0	4.6	0.9	94.5	5.5	1.7	92.8	4.4	3.1	92.5
660	3.5	1.0	95.5	4.0	2.5	93.5	4.3	0.5	95.2	2.1	1.1	96.8	3.7	7.8	94.5
698	4.9	2.8	92.3	5.4	2.5	92.1	5.4	6.3	88.3	6.4	2.2	91.4	5.0	3.7	91.3
730	22.6	21.5	55.9	26.4	21.0	52.6	27.8	17.7	54.5	31.4	21.5	47.1	27.8	24.2	48.0
860	47.0	33.6	19.4	49.0	35.5	15.5	48.5	31.2	20.3	50.0	32.5	17.5	42.2	35.7	22.1

II. Ксеромезофиты

ммк	Айлант (китайский ясень) *Ailanthus altissima* Sw.			Лавровишня португальская *Padus lusitanica* Mill.			Магнолия крупноцветная *Magnolia grandiflora* L.		
	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение
400	2.5	0.2	97.3	3.8	1.1	95.1	4.0	0.1	95.9
434	7.8	0.6	91.6	3.7	3.7	92.6	4.4	1.0	94.6
548	10.5	10.8	78.7	6.4	4.4	89.2	10.5	4.0	85.5
578	7.9	8.8	83.3	4.9	2.4	92.7	7.8	2.8	89.4
621	5.1	4.4	90.5	3.9	2.0	94.1	5.7	1.6	92.7
645	5.7	3.2	91.1	3.9	1.9	94.2	5.1	1.5	93.4
660	3.5	2.0	94.5	3.5	1.0	95.5	5.0	1.0	94.0
698	5.6	3.8	90.6	4.0	2.1	93.2	6.8	2.5	90.7
730	29.8	27.0	43.2	28.3	21.0	50.7	32.0	21.0	47.0
860	46.0	40.0	14.0	46.6	34.0	19.4	55.8	32.5	11.7

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

III. Мезофиты

ммк	Горец остроконечный *Polygonum cuspidatum* S. et Z.			Ива вавилонская *Salix babylonica* L.			Каштан конский обыкновенный *Aesculus hippocastanum* L.			Лещина обыкновенная *Corylus avellana* L.			Липа крупнолистная *Tilia platyphyllos* Scop.			Сирень венгерская *Syringa josikaea* Jacq.		
	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение	отражение	пропускание	поглощение
400	0.4	1.4	96.2	2.3	1.2	96.5	3.2	2.6	94.2	4.4	4.8	90.8	6.6	1.1	92.3	3.3	1.0	95.7
434	2.2	2.4	95.4	6.6	5.7	87.7	4.2	2.6	93.2	4.8	2.6	92.8	4.8	2.6	93.2	4.0	1.4	94.6
548	10.4	19.2	70.6	14.0	19.8	66.2	15.4	17.5	67.1	8.0	12.4	79.6	11.9	18.6	65.0	12.6	14.2	73.2
578	7.4	15.0	77.6	11.0	17.0	72.0	10.6	12.0	77.4	8.1	12.1	79.8	9.0	14.8	76.2	8.7	10.4	81.9
621	3.9	10.0	86.1	7.4	12.8	79.8	7.0	8.0	85.0	8.0	11.3	80.7	6.9	10.0	83.1	7.0	9.5	83.5
645	3.5	8.3	88.2	6.7	12.4	80.9	6.0	6.9	87.1	3.9	4.2	91.9	5.4	1.2	83.4	4.8	6.3	88.9
660	2.6	5.2	92.2	5.6	9.2	85.2	2.6	3.0	94.4	1.8	2.5	95.7	4.5	5.4	90.1	4.1	3.0	92.9
698	5.7	9.3	85.0	7.2	11.5	81.3	7.9	8.8	83.3	6.7	10.4	82.9	7.2	9.7	82.1	6.9	8.8	84.3
730	30.6	37.2	32.2	32.0	35.5	32.5	34.6	37.6	27.8	27.0	35.0	38.0	29.2	37.0	33.8	31.6	32.5	35.9
860	43.2	45.7	11.1	44.0	43.6	12.4	42.0	50.0	8.0	33.3	42.0	24.7	42.6	43.5	13.9	43.2	41.0	15.8

листьев приводит обычно к более интенсивной транспирации и повышенному фотосинтезу.

Данные по отражению света листьями не могут характеризовать степень поглощения ими света, ибо часто листья, обладающие большим отражением, мало пропускают световой энергии. Отражение световой энергии в основном зависит от характера поверхности листа и меньше зависит от анатомо-морфологической структуры последнего. В нашем случае все ксерофиты отражают в видимой области 2—7%, в далекой красной 20—27%, в ближней инфракрасной 45—50%, а пропускают соответственно в видимой области 0.1—6%, в далекой красной 17—21%, в ближней инфракрасной 30—36%. Поэтому для характеристики спектральных свойств растений надо знать и способность листа пропускать лучистую энергию.

Важной характеристикой спектральных свойств ксерофитов, мезофитов и ксеромезофитов является отношение между отражением (ρ) и пропусканием (τ) световой энергии (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Усредненные величины отражения (ρ), пропускания (τ), поглощения (α) и отношение отражения к пропусканию (ρ/τ) у листьев ксерофитов, мезофитов и ксеромезофитов

λ ммк	Ксерофиты				Мезофиты				Ксеромезофиты			
	ρ	τ	α	ρ/τ	ρ	τ	α	ρ/τ	ρ	τ	α	ρ/τ
540	7.4	4.5	88.1	1.6	11.6	19.0	69.4	0.6	6.4	4.4	89.2	1.4
720	27.2	20.2	52.6	1.5	29.3	33.2	37.5	0.8	28.3	21.0	50.7	1.3
860	48.0	33.7	18.3	1.4	42.0	44.0	14.0	0.9	45.4	34.6	20.0	1.3

Отношение ρ/τ во всех длинах волн у ксерофитов и ксеромезофитов больше, а у мезофитов меньше единицы или близко к единице. Таким образом, пропускание света листьями ксерофитов и ксеромезофитов меньше отражения; у мезофитов, наоборот, отражение больше.

И. А. Шульгин и А. Ф. Клешнин (1960) предполагают, что переход от мезофитов к ксерофитам происходит при отношениях ρ/τ 1.5—3.0, а дальше идут ксероморфные формы. По нашим данным, такой переход начинается уже при ρ/τ=1—1.2, на что указывает исследованная нами переходная ксеромезофитная группа растений.

Исходя из факта большего поглощения света листьями ксерофитных растений, представляло интерес исследовать содержание пигментов и интенсивность фотосинтеза. Как будет видно ниже, это дало возможность выявить фотоэнергетические особенности ксерофитов по сравнению с мезофитами.

Содержание пигментов в листьях ксерофитов и мезофитов

В литературе имеются лишь старые сведения по общей концентрации пигментов у растений Южного берега Крыма, полученные еще в начале XX столетия В. Н. Любименко (1906, 1910). Уже тогда Любименко отметил, что у наземных растений адаптация к интенсивности света проявляется в существовании тенелюбивых и светолюбивых групп, содержащих разное количество пигментов; эти две группы растений различаются не только структурой листьев, но и свойствами фотосинтетического аппарата.

Ряд исследователей (Egle, 1937; Seybold, Egle, 1939; Seybold, 1942; Montfort, 1948; Гортикова, 1950; Попова, 1958; Шахов, Мишустина, Шайдуров, 1959; Станко, 1963, и др.), изучая количество пластидных пигментов и их соотношение в листьях растений разных экологических

зон, а также количество и соотношение пигментов у светолюбивых и тенелюбивых групп, пришли к выводу, что оно сильно зависит от условий освещения. Было установлено, что листья теневых растений содержат не только больше хлорофилла в целом, но и относительно больше хлорофилла «b». Этот факт увеличения количества хлорофилла «b» рассматривается как проявление хроматической адаптации. Хлорофилл «b» может повышать поглощение относительно интенсивного света в области 450—480 ммк в «сине-зеленой» тени под пологом нависающей листвы. На основании этого Эгле (1937) называет хлорофилл «b» типичным «теневым» пигментом.

Е. Рабинович (1951) считает, что для наземных растений приспособление к интенсивности света более важно, чем хроматическая адаптация, так как колебания интенсивности света более сильно выражены, чем колебания в его спектральном составе, в связи с чем наземные растения не способны к сколько-нибудь существенному изменению их цвета. По Е. Рабиновичу (1951, 1953), колебания в отношении хлорофилла «а» : «b» или в отношении хлорофилл : каротиноиды могут вызвать только небольшие изменения в спектре поглощения листьев, но не дают цветовых оттенков, какие у водорослей обусловлены фикоцианом, фикоэритрином, фукоксантином.

По данным Фалуди, Фалуди-Даниэль и Гьюрьян (Faludi и др., 1960), интенсивность света различным образом действует на образование и разрушение отдельных пигментов и зависимость не является линейной, так как сильный свет разрушает пигменты больше, чем способствует их образованию, и представляет один из факторов, тормозящих использование сильного света на фотосинтез. Скорость же образования отдельных пигментов в зависимости от интенсивности света различна у растений в пределах одного и того же вида.

Многими исследователями было найдено среднее значение отношения хлорофиллов «а» : «b» у растений разных экологических групп (Seybold, Egle, 1939; Egle, 1937; Seybold, 1942; Glemser, Rieck, 1958; Попова, 1958; Проценко, Сіренко, 1959, и др.): для растений альпийской ксероморфной флоры оно составляет 5.5; для световых наземных растений с ксероморфной структурой листа — 4.4; для растений с мезофитной структурой листа, обитающих в «голубой тени» рассеянного света неба, — 3.0; для растений, обитающих в «зеленой тени», — 2.6; для подводных растений — 2.3; для зеленых водорослей — 1.4.

Из литературных данных следует, что относительные концентрации окисленных пигментов — хлорофилла «b» и каротиноидов у растений, приспособленных к сильному свету, более низкие. Поскольку новых данных по пигментному составу растений Южного берега Крыма нет, представляло интерес выявить при помощи хроматографического метода количество пигментов у некоторых ксерофитов и мезофитов.

Данные табл. 3 показывают, что мезофитная группа растений содержит в среднем 4.2 мг/дм^2 хлорофилла, с относительно бóльшим, чем у ксерофитов, содержанием хлорофилла «b». Соотношение хлорофиллов «а» : «b» составляет около 2.1. Из каротиноидов у этой группы растений преобладает лютеин. Средняя сумма каротиноидов составляет около 0.5 мг/дм^2. По содержанию пигментов эта группа растений напоминает собой тенелюбивый тип.

Группа ксерофитов, как светолюбивый тип, характеризуется меньшим абсолютным содержанием пигментов по сравнению с группой мезофитов и относительно небольшим содержанием хлорофилла «b». Средняя сумма хлорофиллов — 3.6 мг/дм^2. Отношение хлорофиллов «а» : «b» составляет около 4. У этой группы растений наблюдается повышенное содержание суммы каротиноидов с преобладанием каротина. В среднем количество каротиноидов составляет 0.9 мг/дм^2, такое их содержание почти в два раза больше, чем у мезофитов.

Группа ксеромезофитов содержит около 3.5 мг/дм^2 хлорофилла; соотношение хлорофиллов «а» : «b»=2.1—3.0. Содержание суммы каротинои-

ТАБЛИЦА 3

Содержание пигментов в мг/дм^2 у некоторых растений Южного берега Крыма (Никитский ботанический сад), 24 мая 1961 г. (среднее из 3 определений)

Растения	Хлорофиллы				Каротиноиды			
	«а»	«b»	«а»+«b»	«а» : «b»	каротин	лютеин	виолаксантин	сумма
Ксерофиты								
Quercus ilex L.	2.85	0.70	3.55	4.1	0.460	0.300	0.220	0.960
Q. suber L.	2.46	0.64	3.12	3.9	0.389	0.295	0.220	0.904
Laurus nobilis L.	2.96	0.73	3.69	4.1	0.440	0.400	0.190	1.030
Arbutus unedo L.	2.25	0.76	3.01	3.0	0.220	0.350	0.150	0.720
Ficus carica L.	2.85	1.37	4.22	2.1	0.348	0.382	0.180	0.910
Ксеромезофиты								
Ailanthus altissima Sw.	2.99	1.41	4.40	2.1	0.160	0.210	0.076	0.446
Padus lusitanica Mill.	2.18	1.04	3.22	2.1	0.240	0.220	0.100	0.560
Magnolia grandiflora L.	3.18	0.80	3.98	4.0	0.296	0.286	0.210	0.786
Мезофиты								
Polygonum cuspidatum S. et Z.	2.48	1.21	3.69	2.1	0.180	0.200	0.078	0.458
Salix babylonica L.	2.58	1.15	3.73	2.2	0.240	0.235	0.070	0.545
Aesculus hippocastanum L.	3.26	1.60	4.86	2.0	0.170	0.175	0.100	0.445
Corylus avellana L.	2.95	1.55	4.50	2.0	0.200	0.180	0.076	0.456
Tilia platyphyllos Scop.	2.85	1.24	4.19	2.3	0.160	0.185	0.075	0.420
Syringa josicaea Jacq.	2.75	1.31	4.06	2.1	0.200	0.220	0.075	0.475

дов довольно большое — 0.56—0.91 мг/дм^2. Среди каротиноидов преобладает лютеин. Хотя деление исследованных нами растений Южного берега Крыма на группы ксерофитов и мезофитов по их спектральной характеристике является условным, анализ их пигментной системы дал также четкую характеристику принадлежности их к светолюбивому или тенелюбивому типу.

Из растений, исследованных нами на содержание пигментов, привлекают внимание лавр благородный, смоковница (инжир), земляничник крупноплодный, магнолия крупноцветная, дуб каменный, как содержащие в листьях большое количество каротиноидов.

Интенсивность фотосинтеза

Величина использования листом в процессе фотосинтеза энергии падающего и поглощенного света указывает на степень связывания этой энергии и на эффективность фотосинтетического аппарата. Можно предполагать, что в зависимости от спектральных свойств экологических групп растений, величина использования ими лучистой энергии в процессах фотосинтеза будет различной.

Как видно из табл. 1 и 2, лист очень сильно поглощает лучистую энергию: до 90% в синей и красной областях спектра, 70—80% в зелено-желтой, 25—15% в далекой красной и ближней инфракрасной областях. Известно, что лишь малая часть поглощенной листом радиации усваивается в процессе фотосинтеза. Поэтому исследование процесса поглощения и утилизации лучистой энергии зеленым листом растения важно прежде всего для выяснения физиологических особенностей усвоения растением света и для повышения коэффициента использования солнечной энергии в целях увеличения продуктивности фотосинтеза и урожайности растений. Однако постоянного прямого параллелизма между величиной поглощения света, количеством пигментов и интенсивностью фотосинтеза нет. Ряд исследователей считает, что при наибольшей интенсивности падающего света использование его в процессе фотосинтеза оказывается низким. При низ-

ТАБЛИЦА 4

Интенсивность фотосинтеза различных групп растений Никитского ботсада 19—21 мая 1961 г. (температура воздуха 25—26°)

Растение	Время	Интенсивность суммарной солнечной радиации на горизонтальную площадь (в кал/см^2·мин.)	Фотосинтез	
			мгCO_2/дм^2·час	[illegible]
Ксерофиты				
Quercus ilex L.	12 ч. 10 м.	1.32	38.0±0.5	1.3
Q. suber L.	12 ч. 15 м.	1.32	36.0±1.0	2.8
Laurus nobilis L.	12 ч. 20 м.	1.33	32.6±1.4	4.3
Arbutus unedo L.	12 ч. 15 м.	1.32	26.0±2.2	8.4
Ficus carica L.	12 ч. 40 м.	1.32	32.3±0.9	2.8
Ксеромезофиты				
Ailanthus altissima Sw.	12 ч. 30 м.	1.32	26.0±2.0	7.7
Padus lusitanica Mill.	12 ч.	1.30	26.8±1.4	5.2
Magnolia grandiflora L.	12 ч. 26 м.	1.32	34.0±1.8	5.3
Мезофиты				
Polygonum cuspidatum S. et Z.	12 ч. 10 м.	1.33	28.3±2.2	7.8
Salix babylonica L.	12 ч. 30 м.	1.34	23.3±1.7	7.3
Aesculus hippocastanum L.	12 ч. 35 м.	1.29	26.8±2.1	7.8
Corylus avellana L.	12 ч.	1.32	25.6±0.8	3.1
Tilia platyphyllos Scop.	12 ч. 40 м.	1.31	22.7±0.2	0.9
Syringa josicaea Jacq.	12 ч. 50 м.	1.30	29.0±1.2	4.1

ких же интенсивностях солнечной радиации коэффициент полезного действия больше. По данным Габриэльсена (Gabrielsen, 1960), при слабой интенсивности освещения (около 1500 лк) и при содержании хлорофилла 6 мг/дм^2 наблюдается параллелизм между поглощением света и интенсивностью фотосинтеза. Е. Рабинович (1953) считает, что среди внутренних факторов, влияющих на насыщающую интенсивность света, самым важным является адаптация к сильному или слабому свету, вызывающая светолюбивость или теневыносливость. Однако на интенсивность фотосинтеза, кроме интенсивности света, действует ряд сопряженных факторов, которые мы здесь не затрагиваем (температура, концентрация CO_2 и др.).

ТАБЛИЦА 5

Интенсивность фотосинтеза ксерофитов и мезофитов в течение дня при прямом солнечном освещении 21 мая 1961 г.

Время опыта	Интенсивность суммарной радиации на горизонтальную поверхность (кал/см^2·мин.)	Фотосинтез (в мг CO_2/дм^2·час)	
		лавр благородный	каштан конский обыкновенный
8.00—8.20	0.55	28.0	26.0
10.00—10.20	0.80	32.6	30.0
13.00—13.20	0.55[1]	10.2[1]	9.5[1]
14.00—14.20	0.76	29.3	20.8
16.00—16.15	0.75	24.5	22.0
18.30—18.45	0.15	15.0	15.0

Из данных по фотосинтезу (табл. 4), полученных при одинаковых световых и температурных условиях опыта, следует, что группа растений, отнесенная к ксерофитам, фотосинтезирует с большей интенсивностью, чем группа мезофитов.

В литературе мы не встречали данных по фотосинтезу ксерофитов и мезофитов в связи с их спектральными свойствами. Поэтому представляло интерес проследить за интенсивностью фотосинтеза в связи с различным поглощением света. На основании наших данных мы пришли к выводу, что у ксерофитов фотосинтез наряду с большим поглощением ими света выше, чем у мезофитов. Данные одного из таких опытов по суточному определению фотосинтеза листьев одного и того же яруса ветвей представлены в табл. 5.

[1] Солнце в облаках.

Ксерофит лавр благородный при прямом солнечном освещении в течение дня фотосинтезирует несколько интенсивнее мезофита каштана конского. Максимум фотосинтеза у обоих видов приходится на утренние часы (9—10 час.) с постепенным понижением к полудню. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что значительное снижение интенсивности фотосинтеза вследствие полуденной депрессии наблюдалось только у каштана; к 16 часам у него отмечен вновь некоторый подъем интенсивности фотосинтеза, представляющий собой второй пик в дневном ходе этого процесса. У лавра благородного не наблюдается столь сильно выраженной полуденной депрессии фотосинтеза и не отмечено второго послеполуденного подъема; у него имеет место постепенное понижение интенсивности фотосинтеза от полудня к вечеру. Перед заходом солнца в Никитском саду, около 19 час., интенсивность фотосинтеза у обоих видов была одинаковая.

Выводы

1. Ксерофитная группа растений Южного берега Крыма характеризуется большим абсолютным поглощением лучистой энергии Солнца по сравнению с мезофитной группой. С увеличением ксероморфности структуры поглощение света листом увеличивается. У ксерофитов отражение света листом больше пропускания; у мезофитов, наоборот, отражение света листом меньше пропускания. Отношение отражение : пропускание у ксерофитов составляет 1.3—1.5, у мезофитов — 1.0—1.2.

2. Листья ксерофитов содержат пигментов меньше по сравнению с мезофитами. Среднее содержание хлорофилла у ксерофитов составляет 3.6 мг/дм^2, а сумма каротиноидов — 0.9 мг/дм^2. Отношение хлорофиллов «а» : «b» — около 4. В листьях мезофитов сумма хлорофиллов в среднем 4.2 мг/дм^2, а сумма каротиноидов — 0.5 мг/дм^2. Отношение хлорофиллов «а» : «b» около 2.1.

3. Интенсивность фотосинтеза у ксерофитов при прямом солнечном освещении несколько выше, чем у мезофитов.

ЛИТЕРАТУРА

Гортикова Н. Н. (1950). Активность ферментов и содержание пигментов пластид у растений Заполярья. Тр. Бот. инст. АН СССР, Серия IV, Эксперим. ботаника, 7. — Любименко В. Н. (1906). Данные об аппарате светолюбивых и теневыносливых пород. Лесной журн., 1. — Любименко В. Н. (1910). Содержание хлорофилла в хлорофильном зерне и энергия фотосинтеза. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 41, 3. — Попова И. А. (1958). О пигментах листьев памирских растений. Бот. журн., 11. — Проценко Д. П., Л. А. Сіренко. (1959). Динаміка хлорофілу а і б та активність хлорофілази у різних по мрозостійкості сортів яблунь. Вісн. Київс. унів., 2, сер. біолог., 1. — Рабинович Е. (1951, 1953). Фотосинтез, I и II. — Сапожников Д. И., И. А. Бронштейн-Попова, Т. А. Красовская, А. Н. Маевская. (1956). Количественное определение основных каротиноидов зеленого листа при помощи бумажной хроматографии. Физиолог. раст., 3, 5. — Сапожников Д. И., А. Н. Маевская, И. А. Попова. (1959). Количественное определение хлорофиллов «а» и «b» при помощи бумажной хроматографии. Физиолог. раст., 6, 3. — Станко С. А. (1963). Вопросы фотоэнергетики растений на Севере. Автореферат канд. дисс., М. — Шахов А. А., Н. Е. Мишустина, В. С. Шайдуров. (1959). О суточной динамике пигментов у растений в Заполярье. ИАН СССР, Серия биологическая, 2. — Шахов А. А., С. А. Станко, В. С. Хазанов, Ф. С. Дьяконов. (1959). Спектральные свойства растений. Бот. журн., 12. — Шахов А. А., С. А. Станко, В. С. Хазанов. (1962). Космическое значение фотоадаптации и фотореактивации у растительных организмов. Проблемы космич. биолог., 2. — Шахов А. А., С. А. Станко, С. Г. Наринян. (1963). О влиянии солнечной радиации на горе Арагац на спектральные свойства растений. ДАН АрмССР, 34, 1. — Шахов А. А., В. С. Хазанов, С. А. Станко. (1961). Об истинных спектральных свойствах растений. Бот. журн., 2. — Шахов А. А., В. С. Хазанов, С. А. Станко. (1965). О спектральной светопоглощающей способности листьев древесной кроны.

Физиолог. раст., 12, 1. — Шахов А. А., В. С. Хазанов, С. А. Станко, Л. Ф. Остапович. (1962). Фотоадаптация и фотореактивация у растений в горах. Бот. журн., 1. — Шульгин И. А., А. Ф. Клешнин. (1960). Об оптических и тепловых свойствах листьев растений мезофитов и ксерофитов. В сб.: Физиология устойчивости растений. — Шульгин И. А., А. Ф. Клешнин, И. П. Щербина. (1959). К методике изучения пропускания, отражения и поглощения солнечной радиации листьями растений. Тр. Гос. Никитского ботсада, 30, сб.: Краткие итоги работ по физиологии и биохимии растений за 1957—1958 гг. — Čatsky J., B. Slavik. (1958). Eine neue Anwendung der CO_2-Bestimmung nach Kauko zu Assimilationsmessungen. Planta, 51, 1. — Čatsky J. (1960). Zur Frage der pH-Bestimmung bei colorimetrischen Assimilationsmessungen. Planta, 55, 4. — Egle K. (1937). Zur Kenntnis des Lichtfeldes der Pflanze und der Blattfarbstoffe. Plante (Berl.), 26, 2. — Faludi B., A. Faludi-Daniel, J. Gyurjan. (1960). Genetical differences in the photosynthetical utilization of light. I. Lability of assimilatory pigments at different light intensities. Acta Biol. Acad. Sci. Hungaricae, 11, 3. — Gabrielsen E. K. (1960). Über Lichtabsorption in Photosyntheseorganen. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, 5, 2. — Glenser O., G. Rieck. (1958). Chromatographische Trennung von Chlorophyll «a» und «b» an Eisenoxyd. Die Naturwissenschaften, 45, 23. — Montfort C. (1948). Sonnen- und Schattenpflanzen als biochemische und physiologische Reaktionstypen. Natur u. Volk, 78, 7/9. — Seybold A., (1942). Pflanzenpigmente und Lichtfeld als physiologisches, geographisches und landwirtschaftlich forstliches Problem. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 60. — Seybold A., K. Egle. (1939). Über die Blattpigmente der Alpenpflanzen. Bot. Arch., 40, 4.

Институт
физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 10 VIII 1967).

SUMMARY

Simultaneous complex studies of the spectral characteristics, pigments content and the rate of photosynthesis in the xerophytes, xeromesophytes and mesophytes of the south coast of Crimea were carried out. The factor of illumination plays an important role in the structural changes of the leaf blade.

Xerophytes are characterized by a greater absolute rate of absorption of the radiant energy as compared to mesophytes. The absorption of light by the leaf increases with the increase of the xeromorphity of structure. In xerophytes, unlike mesophytes, the reflection of light by the leaf as a rule, exceeds its propagation through the leaf. The ratio of the reflection of light by the leaf to its propagation is a reliable criterion characterizing the degree of xerophyteness or mesophyteness of the leaf structure. In xerophytes it is 1.3—1.5, while in mesophytes it varies from 1.0 to 1.2. Xeromesophytes, as a transitional group between xerophytes and mesophytes, are characterized by an intermediate value of this ratio.

The leaves of xerophytes contain less pigments as compared to those of mesophytes. The average total chlorophyll content in xerophytes is 3.6 mg per 1 dm^2, the content of carotenoids is 0.9 mg/dm^2 and the ratio chlorophyll «a» : chlorophyll «b» is about 4. In the leaves of mesophytes the average total chlorophyll content is 4.2 mg/dm^2, the content of carotenoids is 0.5 mg/dm^2 and the ratio chlorophyll «a» : chlorophyll «b» is about 2. Despite the lower chlorophyll content, the rate of photosynthesis in xerophytes is higher than in mesophytes because of a greater absorption and, apparently, a better utilization of the radiant energy as compared to mesophytes.

УДК 582.475.2 (471.341)

Н. В. Куприянов

О СОВРЕМЕННОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ ЛИСТВЕННИЦЫ *LARIX ROSSICA* L. В ГОРЬКОВСКОМ ЗАВОЛЖЬЕ

С 1 картой

N. V. KUPRIYANOV. ON THE RECENT DISTRIBUTION OF *LARIX ROSSICA* L. TO THE EAST OF THE VOLGA IN THE GORKY REGION

Целью настоящей статьи является попытка показать современное распространение лиственницы *Larix rossica* L. в пределах Горьковской области, в которой проходит юго-западная граница ее ареала. Работа выполнена в результате трехлетних полевых исследований автора и на основе изучения архивных и литературных данных, а также лесоустроительных материалов различных лет устройства.

Для уточнения границ распространения лиственницы был заложен ряд маршрутов в Красно-Баковском, Варнавинском, Краснoярском, Шемахинском, Ковернинском и Ветлужском лесхозах. Были использованы данные о новых находках произрастания лиственницы в пунктах, ранее не известных в литературе.

Границу распространения лиственницы на ее юго-западном пределе до сих пор нельзя считать твердо установленной. Отдельные указания, подчас противоречивые, можно найти у многих исследователей, а также в материалах почвенной экспедиции 1885—1886 гг. под руководством проф. В. В. Докучаева и в материалах геоботанической экспедиции 1925—1928 гг. в Нижегородской губернии под руководством проф. В. В. Алехина. Интересны также заметки А. А. Соколова (1924, 1927, 1928), касающиеся границ ареала лиственницы в Нижегородской губернии.

Наиболее значительной работой по вопросу о южной и юго-западной границе распространения лиственницы явилась статья Н. И. Кузнецова (1927), в которой обобщается литература со времени выхода в свет работы Ф. Кеппена (1885). На основании новых данных Кузнецов прокорректировал карту Кеппена, которую большинство ботаников принимало без оговорок. Изменения в границах коснулись и Нижегородской губернии. Кузнецов считает, что лиственница в бассейне р. Керженца произрастает по его песчаному левобережью, и южная граница ее распространения спускается почти до 57° с. ш. (немного севернее г. Семенова). Соколов же отрицает наличие прикерженского участка ареала.

Как увидим ниже, согласно нашим данным, можно положительно говорить о прикерженском ареале лиственницы (см. карту), но в границах, отличных от границ, проводимых Кузнецовым. Кузнецов (1927 : 253) считал, что «. . . южная граница лиственницы весьма извилиста, проникая на юг более или менее далеко по левобережьям крупных рек (Унжа, Керженец, Ветлуга, Вятка, Кама) и отсутствуя на правобережье этих рек и на пространстве между Камой и Уралом». Как исклю-

чение Кузнецов допускал наличие лиственницы и по правобережью р. Вятки, в верховьях р. Уржумки. Но Кузнецову не было известно, что лиственница произрастает и на правом берегу р. Унжи, о чем имеется указание В. Матренинского (1917). Крайне редко встречается лиственница также по правому берегу р. Керженца, о чем свидетельствуют наши данные.

Кузнецов упоминает об островном характере произрастания лиственницы в европейской части СССР. Однако на его карте район ее распространения очерчен сплошной линией путем соединения крайних известных ему географических пунктов произрастания лиственницы, т. е. это сделано точно так же, как в свое время Кеппеном.

После выхода в свет работы Кузнецова появилось несколько статей, в которых делаются попытки уточнить границы распространения лиственницы по отдельным районам (Цинзерлинг, 1934; Петров, 1934; Васильков, 1935; Пономарев, 1941; Игошина, 1963).

За последние более чем 36 лет никаких новых данных о распространении лиственницы в Заволжье в литературе не было опубликовано. Последними картами являются карта Кузнецова и карта Н. В. Красницкого (1925), составленная на основании данных Соколова (1924). Обе карты нуждаются в поправках и детализации.

С учетом островного распространения лиственницы в Заволжье, ареал ее на карте нанесен нами не в виде сплошного района, как это показано у Кеппена и Кузнецова, а путем четкого отграничения отдельных, изолированных друг от друга «островов», что предлагалось в свое время А. П. Ильинским (1929).

Мы различаем районы компактного распространения лиственницы и районы одиночного ее произрастания. Районом компактного распространения считается территория, на которой имеются древостои с примесью лиственницы, от единичных экземпляров до 0.3 в составе насаждения.

Территории с крайне редкими (уникальными) экземплярами лиственниц, удаленных друг от друга на несколько километров и оторванных от районов компактного распространения, мы относим к районам одиночного произрастания лиственницы.

Сведения о произрастании лиственницы по р. Керженцу в районе Богоявленской лесной дачи и гор. Семенова не подтвердились.

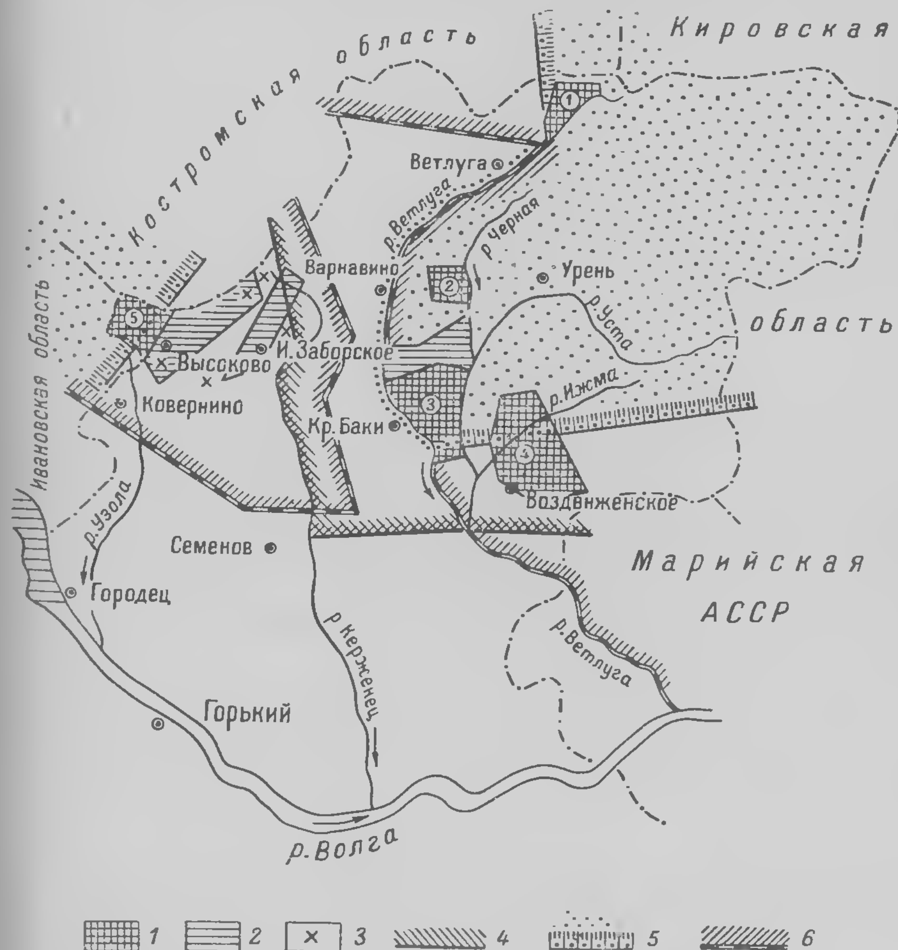
Имеющиеся в нашем распоряжении новые данные о пунктах произрастания лиственницы, не известные до этого в литературе, дают нам основание утверждать, что лиственница в бассейне Керженца прежде произрастала, но только в его верховьях; крайне редко она встречается и сейчас в верховьях этой реки. В левобережье Керженца, в его верховьях, найден один единственный экземпляр лиственницы в возрасте 100 лет, высота 27 м, средний диаметр 32 см (квартал 27, в 3 км западнее дер. Невея, на вырубке).

На правом берегу Керженца лиственница в возрасте 90—120 лет обнаружена в нескольких местах: по одному экземпляру в кварталах 59 и 65, в 2—3 км на юг от дер. Афанасьево, в 5—7 км от правого берега Керженца, а также в кв. 87, в 3 км северо-западнее дер. Горево, в бассейне рч. Белбажа, притока Керженца.

Итак, с известными оговорками можно положительно говорить о наличии прикерженского ареала лиственницы, или, точнее, верхнекерженского района одиночного произрастания лиственницы.

Новые находки в верховьях р. Керженца интересны не только в том отношении, что свидетельствуют, видимо, о более широком распространении лиственницы здесь в былые времена, но и дают основание полагать, что приунженский ареал лиственницы в низовьях р. Унжи сливался ранее с прикерженским ареалом в верховьях р. Керженца. Об этом свидетельствует ряд находок с пунктами одиночного произрастания лиственницы на водоразделе рек Унжа—Керженец, также ранее неизвестных в литературе. Ниже приводится перечень этих новых данных о произрастании лиственницы, которые дополняют материалы по ареалу лиственницы в северо-западной части Горьковской области (все находки относятся к району Наумовского лесничества Ковернинского леспромхоза).

1. Кв. 24, в районе кордона «Быковского», за пределами верховий рч. Черного Луха — один экземпляр лиственницы в возрасте 100 лет.
2. Кв. 78, в сосновом древостое с примесью ели и березы в возрасте 90—120 лет, в подросте совместно с елью, сосной и березой несколько хорошо развитых экземпляров лиственницы в возрасте 10—25 лет.



Карта-схема современного распространения лиственницы *Larix rossisa* L. в Горьковском Заволжье.

1 — районы компактного распространения лиственницы; *2* — районы одиночного произрастания лиственницы; *3* — новые пункты местонахождения лиственницы, установленные в 1963 и 1964 гг. *Границы распространения лиственницы: 4* — по Кеппену (1885); *5* — по Красницкому (1925); *6* — по Кузнецову (1927).

3. По дороге Смольки—Смоленое, на колхозной земле, вблизи кв. 67, один экземпляр лиственницы в возрасте 100—120 лет.
4. Кв. 87, один экземпляр лиственницы в возрасте 100—120 лет на вырубке.
5. Кв. 85, один экземпляр лиственницы в возрасте 90 лет, по недорубу ели и березы 50—70 лет.
6. Кв. 44, в 3 км севернее дер. Смоленое — два экземпляра лиственницы в возрасте 100 лет в древостое сосны.
7. Юго-западнее отмеченного участка, в кв. 108, 113, 114 (верховья рч. Утруса, севернее 3—4 км от дер. Белые Пруды) по одному экземпляру лиственницы на вырубках.

8. Кв. 102, 103, 119, единичные экземпляры лиственниц в возрасте 90—120 лет среди спелых насаждений и молодняков.

9. Кв. 133, в спелом насаждении сосны среди соснового и елового подроста лиственница в возрасте 15—40 лет.

На фоне новых находок с пунктами одиночного произрастания лиственницы не вызывает сомнения в естественном происхождении и находка А. Е. Жадовским (1929а) одного экземпляра лиственницы по дороге Смольки—Рябово.

Указанные выше находки лиственниц в пределах Наумовского лесничества позволяют значительно расширить границу ее распространения по сравнению с картой Красницкого (1925).

Согласно карте Кузнецова, по всему левобережью Ветлуги от с. Юркино в Марийской республике и примерно до с. Минино (Макарьевское лесничество Ветлужского лесхоза) лиственница имеет сплошное распространение. Это не совсем так. В действительности же на отмеченном промежутке имеется четыре изолированных друг от друга острова лиственнично-сосновых древостоев. Разрыв между островами 13—80 км. Эти четыре острова (Какшинский, Варнавинский, Баковский, Воздвиженский) представляют основные районы компактного распространения лиственницы в Горьковской области.

О Варнавинском районе распространения лиственницы, расположенном в 80 км южнее Какшинского, в литературе не было сведений, и он выделяется впервые. Баковский и Воздвиженский районы разделены между собой р. Устой, и разрыв между ними достигает 20—25 км.

По левобережью р. Ветлуги выделяется еще один район — район одиночного произрастания лиственницы, примыкающий с севера к Баковскому району. В пределах этого района лиственница произрастает в числе нескольких экземпляров у поселка Зеленый бор, затем единично в кв. 124 125, 126, 136, 137 Шеманихинского лесничества по левому берегу р. Талицы и в нескольких местах севернее и с.-в. оз. Большого. Между Варнавинским районом компактного распространения лиственницы и указанным районом одиночного произрастания ее на полосе 10—13 км лиственница отсутствует.

Всего, следовательно, в пределах Горьковской области выделяется пять районов компактного распространения лиственницы, в том числе четыре по левобережью р. Ветлуги и один по левобережью р. Унжи и три района одиночного произрастания лиственницы, из них один по левобережью р. Ветлуги, один по левобережью р. Унжи и один в верховьях р. Керженца.

Общая площадь древостоев с примесью лиственницы составляет в Горьковской области 15.2 тыс. гектаров. Лиственница произрастает в основном в лиственнично-сосновых древостоях (73.3%) и на их вырубках (12.4%) и в меньшей степени в лиственнично-березовых древостоях (14.3%).

Как в целом по области, так и по отдельным районам преобладают древостои, в которых степень участия лиственницы колеблется от 0.1 до единичных экземпляров, реже 0.2—0.3 в составе. Преобладает лиственница в возрасте старше 70 лет — 64.5%, в возрасте до 40 лет — 32.2% и в возрасте 41—70 лет — 3.3%.

ЛИТЕРАТУРА

А в е р к и е в Д. С. (1920). Растительность Заветлужья Красно-Баковского уезда. Производительные силы Нижегородской губернии, 13. — А л е х и н В. В. (1935). Объяснительная записка к геоботаническим картам (современной и восстановленной) б. Нижегородской губернии. — В а с и л ь к о в Б. П. (1935). Сибирская лиственница в Марийской автономной области. Марийская автономная область, 9—10. — Ж а д о в с к и й А. Е. (1929а). Растительность северной половины Семеновского уезда. Производительные силы Нижегородской губернии, 9. — Ж а д о в с к и й А. Е. (1929б). Растительность Заветлужья Ветлужского уезда. Производительные силы Нижегородской губернии, 9. — И г о ш и н а К. Н. (1963). Лиственница на Урале. Матер. по истории флоры и растительности СССР, IV. — И л ь и н с к и й А. П. (1929). Методы и задачи изучения географического распространения древесных пород в СССР. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. — К е п п е н Ф. (1885). География распространения хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. — К р а с н и ц к и й И. В. (1925). Очерк лесоэкономического обследования Нижегородской губернии. Нижегородский край и его хозяйство, 1. — К у з н е ц о в Н. И. (1927). Юго-западная, южная и юго-восточная границы распространения лиственницы *Larix sibirica* Ledeb. в пределах Европейской России. Юбилейный сб., посвященный И. П. Бородину. — М а т р е н и н с к и й В. (1917). Леса Кологривского уезда в естественно-историческом отношении. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местного края, VI. — Н е й ш т а д т М. И. (1957). История лесов и палеография в голоцене. — П е т р о в А. П. (1934). К характеристике распространения и условий местопроизрастания сибирской лиственницы в Предуралье. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 95. — П о н о м а р е в А. Н. (1941). О распределении сосновых лесов и сибирской лиственницы по восточной окраине Кунгурской лесостепи. Изв. биолог. НИИ при Пермск. гос. унив., XII, 2. — С о к о л о в А. А. (1924). К вопросу о юго-западной границе распространения сибирской пихты и лиственницы в Европейской России. Изв. Гос. инст. опытной агрономии, 2, 4—5. — С о к о л о в А. А. (1927). Леса Нижегородской губернии, перспективы их изучения и использования. Тр. Нижегородск. научн. общ. по изуч. местного края, 1, 2. — С о к о л о в А. А. (1928). О сибирской лиственнице в пределах Нижегородской губернии. Тез. докл. 4 Губернская конференция по изучению производительных сил Нижегородской губернии. — Ц и н з е р л и н г Ю. Д. (1934). О северо-западной границе сибирской лиственницы *Larix sibirica* Ledeb. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 1.

Горьковский
государственный университет
им. Н. И. Лобачевского.

(Получено 8 VIII 1966).

SUMMARY

The article comprises the data on the distribution of *Larix rossica* L. within the Gorky region of the R. S. F. S. R. traversed by the south-western limit of its area. Five regions of continuous distribution and three regions of the occurrence of scattered specimens were found. The total area occupied by larch stands and the participation of larch in the composition of mixed stands were determined.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (001.3)532.77 : 581.44

И. В. Катрушенко

О СПОСОБЕ ВВЕДЕНИЯ РАСТВОРОВ В СТВОЛЫ ДЕРЕВЬЕВ

С 1 рисунком

I. V. KATRUSHENKO. ON THE METHOD OF INTRODUCTION OF SOLUTIONS INTO TREE TRUNKS

Для решения некоторых эколого-физиологических задач требуется введение разного рода веществ (главным образом их растворов) в различные органы деревьев. Подобная операция может осуществляться различными способами, основными среди которых являются следующие:

1) нанесение на различные органы древесных растений паст, содержащих вводимое вещество, или наложение ватных тампонов, смоченных раствором;

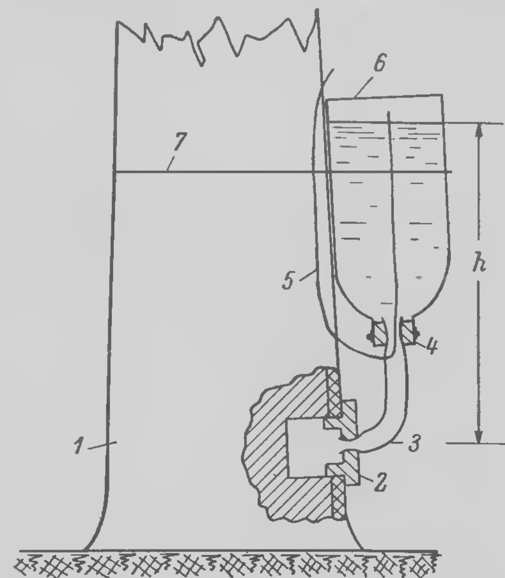
2) введение раствора путем опрыскивания кроны дерева или только отдельных ее частей;

3) введение раствора непосредственно в ствол дерева или другие его органы.

Первые два способа можно применять только в сухую погоду. Кроме того, при опрыскивании теряется часть раствора и точный учет количества введенного вещества становится неосуществимым. Эти недостатки удается устранить при введении растворов непосредственно внутрь дерева, почему последний прием получил более широкое применение (Roach, 1947; Маковский, 1964). Однако в упомянутых работах имеется ряд методических неясностей, что выявляется при попытке применить их практически. Так, Рох (Roach) ограничивается лишь замечанием о возможности применения резиновой трубки для соединения входного отверстия с сосудом. Предложенный Маковским капиллярный метод предусматривает применение специальной U-образной стеклянной трубки и фитиля из хлопчатобумажных нитей, вставляемого во входное отверстие не слишком туго и не слишком слабо (весьма неопределенное требование).

Предлагаемый ниже способ прост и для своего исполнения не требует специальных приспособлений или материалов (см. рисунок).[1] Сверлом от коловорота диаметром 12 мм в стволе дерева (*1*) сверлится входное отверстие. Сверло должно быть очень острое и снабжено простой ручкой. Использование коловорота нежелательно, так как он затрудняет сверление отверстий в тонких стволах и нарушает целостность коры вокруг отверстия из-за значительных колебаний. Глубина отверстия в основном зависит от толщины коры дерева и составляет не менее 1.1—1.3 см. У деревьев с толстой корой отверстие должно быть углублено в наружную (заболонную) часть древесины не менее чем на 0.6—0.7 см. Перед началом сверления на месте будущего отверстия следует удалить легко осыпающиеся чешуи корки, а у таких толстокорых деревьев, как дуб или сосна, в случае необходимости произвести «подрумянивание» любым режущим инструментом.

Сосуд с раствором (*6*) соединяется с входным отверстием с помощью шланга. Для соединительного шланга (*3*) берется резиновая трубка с внутренним диаметром не менее 0.5 см и длиной не менее 15 см. Применение более короткого шланга значительно затруднит установку сосуда на дереве. На оба конца шланга одеваются резиновые пробки. Для обеспечения надежного соединения пробок со шлангом размер отверстий в пробках, просверливаемых пробочным сверлом, должен быть таким, чтобы внутренний просвет шланга уменьшался примерно на 1/3. Нижняя пробка (*2*), закрывающая входное отверстие в стволе дерева, берется от пенициллинового флакона. Пробки следует выбирать более крупные, с длиной соединительной втулки выше 0.5 см.[1] Эти пробки достаточно эластичны и имеют весьма удобную форму, что обеспечивает хорошее соединение шланга со стволом дерева. Верхняя пробка (*4*) соединительного шланга должна быть такой, чтобы она плотно закрывала сосуд с раствором. В качестве сосуда могут быть использованы стеклянные бутыли необходимой емкости.



Прибор для введения раствора внутрь дерева. Объяснение в тексте.

Для обеспечения поступления раствора в ствол дерева в сосуде нужно устранить пониженное давление. Это достигается с помощью воздушной трубки (*5*). В качестве последней удобно использовать полихлорвиниловую изоляцию одножильных радиопроводов с внутренним диаметром 0.7—0.9 мм. Иглой или шилом, которые на 1/3 тоньше наружного диаметра воздушной трубки, в соединительном шланге у верхней пробки прокалывается отверстие, в которое в смоченном состоянии вводится один конец воздушной трубки. Длина воздушной трубки должна быть такой, чтобы оба ее конца как в сосуде, так и снаружи находились выше первоначального уровня раствора.

Сосуд наполняется раствором с таким расчетом, чтобы после его установки над уровнем жидкости был слой воздуха не менее 1.5 см. Конец воздушной трубки должен находиться выше 1 см над поверхностью раствора. Перед установкой из соединительного шланга следует удалить воздух, что легко достигается путем соответствующего наклона сосуда. К стволу дерева сосуд привязывается шпагатом (*7*).

При правильной установке сосуда кора вокруг входного отверстия остается сухой или слегка увлажняется лишь в первый момент. Обильное вытекание раствора может быть следствием: а) применения тупого сверла, оставляющего измятую древесину в отверстии; б) наличия трещин в коре, особенно у толстокорых деревьев; в) использования слишком узкого сосуда, что значительно увеличивает высоту водяного столба; наиболь-

[1] Здесь рассматривается только прием введения раствора внутрь ствола, который позволяет применять сосуды различной емкости при простом их креплении на дереве, а также обеспечивает удовлетворительное распределение раствора в пределах кроны.

[1] По длине соединительной втулки пенициллиновые пробки делятся на два размера.

шее приемлемое значение высоты (h) = 60 см. Устранение недостатков в первом случае возможно путем удаления измятой древесины из отверстия острым скальпелем, во втором случае следует попытаться применить обмазку из пластилина, в третьем случае необходимо применить более широкий сосуд.

Введение раствора описанным способом возможно как в стволы взрослых деревьев, так и в стволы подроста. Входное отверстие может располагаться на любой высоте над уровнем корневой шейки там, где диаметр ствола не менее 4 см.

Практическая проверка изложенного способа проведена летом 1965 г. на подросте ели высотой 3—6 м. Равномерность распределения в кроне прослежена по изменению тургора и окраски хвои после введения 3% раствора азотнокислого аммония.

Данный способ разработан в связи с изучением ответных реакций ели на отдельные элементы минерального питания и различные ростовые вещества.

ЛИТЕРАТУРА

Маковский Е. (1964). Новый метод исследования в биохимии растений. В сб.: Проблемы эволюционной и технической биохимии. — Roach W. A. (1947). The use of leaf analysis, plant injection and curative treatment for the determination of mineral deficiency in plants. The Ann. Appl. Biol., 34, 1.

Лаборатория лесоведения
им. В. Н. Сукачева
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 7 X 1966)

СООБЩЕНИЯ

УДК 001.4 ; 551.455

Б. Н. Горбачев и Д. Я. Зацепина

О ПОНЯТИИ «ДОЛИННЫЕ СТЕПИ»

B. N. GORBACHEV AND D. J. ZATZEPINA.
ON THE CONCEPT OF «VALLEY STEPPES»

При составлении карты растительности Ростовской области нами был применен термин «долинные степи». Этим названием мы обозначали сообщества, приуроченные к надпойменным террасам речных долин и имеющие полностью степной характер, но сохранившие следы лугового происхождения, а потому отличающиеся от степей на водораздельных пространствах. Мы рассматривали долинные степи как особые варианты типов степи, отличные от плакорных степей (Горбачев, 1959; Горбачев и Горожанкина, 1962). Таким образом, мы понимаем «долинные степи» иначе, чем Б. М. Миркин (1963), который называет так ксерофильные растительные сообщества, развивающиеся в речных поймах.

В пределах Ростовской области долинные степи занимают наибольшие площади на надпойменных террасах долины Маныча. Здесь их около 300 000 га, из которых примерно половина используется в качестве естественных кормовых угодий, а остальные распаханы. Долинные степи Маныча изучал И. В. Новопокровский (1929, 1931), называвший их «низменными степями». Он указывал, что степи эти отличаются от степей на водораздельных пространствах двумя основными признаками: 1) большей степенью ксерофильности и сильнее выраженной комплексностью растительного покрова; 2) наличием галофильных сообществ как одного из компонентов комплекса.

Ксерофильность долинных степей, сформировавшихся в результате остепнения мезофильных луговых сообществ, кажется явлением парадоксальным, но она становится понятной, если принять во внимание изменения водного и солевого режимов в почвах и грунтах надпойменных террас. Как только такая терраса выходит из-под действия паводков и становится более сухой, концентрация солей в грунтовых водах повышается и начинается процесс засоления. На этой стадии жизни речной долины формируются галофильные сообщества, которые сохранились и сейчас как один из компонентов комплекса долинной степи. При дальнейшем просушивании террасы уровень грунтовых вод понижается, они отрываются от почвы. Начинается рассоление — вмывание солей в более глубокие слои почвы водами атмосферных осадков. Оно сопровождается образованием солонцов и солонцеватых почв. Неблагоприятные водно-физические свойства этих почв и обусловливают ксерофильность долинной степи, причем отличие этой степи от растительности плакорных пространств особенно велико в менее засушливых зонах, где на плакоре солонцов нет. В дальнейшем соли вымываются еще глубже и начинается рассолонцовывание, в результате которого долинная степь становится менее ксерофильной и постепенно приближается к зональной степи водораздельных пространств.

Описанные процессы идут неодинаково быстро на разных участках одной и той же надпойменной террасы: быстрее на повышениях, где грунтовые воды раньше отрываются от почвы, и медленнее в понижениях.

С целью углубленного изучения особенностей долинных степей и процесса их формирования мы проводили в 1964 и 1965 гг. сравнительное изучение растительных сообществ на террасах и вне долины, а также на разных элементах рельефа и микрорельефа в пределах одной и той же террасы. Таким образом строился эколого-генетический ряд, характеризующий процесс формирования растительности надпойменных террас (Зацепина, 1965, 1966).

Наши исследования подтвердили характеристику долинных степей, данную И. В. Новопокровским. При этом оказалось, что, как и следовало ожидать, разница в степени ксерофильности долинных степей и степей на плакоре тем больше, чем менее засушлив климат данной зоны.

Так, западная часть долины Маныча расположена в зоне, где плакорные пространства заняты богатой или обедненной разнотравно-дерновиннозлаковой степью на западнопредкавказских и южных черноземах. На надпойменных же террасах преобладает умеренно сухая дерновиннозлаковая степь и встречаются участки сухой дерновиннозлаковой и пустынной полынно-дерновиннозлаковой степи на каштановых почвах в комплексе с солонцами. Восточная часть долины лежит в зоне умеренно сухой дерновиннозлаковой степи и такая же степь, только представленная долинным вариантом, господствует на надпойменных террасах. Более ксерофильный характер растительности террас выражается только в наличии отдельных участков сухой и пустынной степи, которых нет на плакоре.

Изучение упомянутых выше эколого-генетических рядов на надпойменных террасах Маныча дало возможность установить следующие этапы формирования растительности названных террас.

Исходным сообществом рассматриваемого сукцессионного ряда следует считать незасоленные луга среднего увлажнения, составляющие преобладающий элемент растительности пойменных террас этой части Ростовской области и сохранившиеся до сих пор в глубоких понижениях надпойменных террас Маныча. Луга эти — пырейные [с *Elytrigia repens* (L.) Nevski], бекманиево-пырейные (с *Beckmannia eruciformis* Host.) и мятликово-пырейные (с *Poa pratensis* L.).

В результате постепенного усыхания и засоления террасы описанные сообщества уступают место засоленным лугам недостаточного увлажнения (остепненным), имеющим комплексный характер растительного покрова. На основном, фоновом элементе комплекса преобладают житняк ширококолосый *Agropyron pectiniforme* Roem. et Schult. и типчак *Festuca sulcata* Hack. с участием пырея, а также галофитов — *Puccinellia distans* (L.) Parl. и *Juncus gerardii* Lois. В составе разнотравья важную роль играют галофильные виды — *Limonium gmelini* Küntze и *Artemisia monogyna* W. et. K. В понижениях развиваются более мезофильные луговые сообщества — пырейные и мятликово-пырейные, но также с участием галофитов. И в понижениях, и на основном фоне часто играет важную роль *Glycyrrhiza glabra* L.

Третий компонент комплекса — растительность луговых солончаковатых солонцов, которые приурочены здесь к микроповышениям. На них развиваются галофильные сообщества с преобладанием *Limonium gmelini* и *Artemisia monogyna* и участием *Atriplex verrucifera* M. B., *Puccinellia dolicholepis* Palv. и однолетних солянок *Petrosimonia triandra* Sim., *P. brachiata* Bge.

Такие комплексы следует рассматривать как начальную стадию формирования долинной степи.

Следующую стадию составляют комплексы, которые можно назвать сильно засоленной долинной степью. Фон ее типчаково-ковылковый (со *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr.) или типчаково-житняково-ковылковый с большим количеством *Agropyron imbricatum* Roem. et Schult. Разнотравье и полукустарники представлены главным образом ксерофильными видами, характерными для дерновиннозлаковой степи: *Artemisia lercheana* Web., *Kochia prostrata* Schrad. и другими, но наряду с ними значительную роль играют и вышеупомянутые галофиты — кермек Гмелина и полынь солончаковая.

На этом фоне выделяются пятна растительности солонцов, которые имеют различный характер. Имеются луговые солонцы с описанной выше галофильной растительностью и степные солонцы. Среди последних есть корковые, занятые группировками с преобладанием *Camphorosma monspeliacum* L., и средние с белополынными и прутняковыми травостоями. Однако и на степных солонцах имеется примесь галофитов.

Третий компонент этого комплекса — более мезофильная растительность понижений очень различная в зависимости от глубины этих понижений.

Третья стадия процесса — долинная степь слабо засоленная. Фон ее составляют также типчаково-ковылковые или типчаково-житняково-ковылковые сообщества с участием белой полыни, типчака, ромашника и других представителей ксерофильного разнотравья и полукустарников, но галофитов в составе этих сообществ уже нет. Солончаковая полынь полностью замещена белой, а кермек Гмелина — кермеком *Limonium sareptanum* Gams, причем последний играет важную роль в травостое. Однако среди солонцов наряду со степными продолжают встречаться и луговые участки с галофильной растительностью.

Четвертая стадия — долинная степь незасоленная. Здесь галофитов нет ни в фоне, ни на солонцах, ни в микропонижениях. Фон состоит из тех же сообществ, что и слабо засоленная степь, солонцы же только степные, преимущественно средние и глубокие, с белополынными, прутняковыми и ромашниковыми группировками. Корковые солонцы с камфоросмовыми группировками продолжают встречаться на этой стадии формирования долинной степи только в более засушливых зонах, а в менее засушливых они исчезают — начинается процесс рассолонцовывания.

Однако и в этой стадии долинная степь значительно отличается от степи водораздельных пространств. В менее засушливых зонах она остается более ксерофильной, чем на плакоре, а в более засушливых существенной разницы в степени ксерофильности может и не быть, но отличия в составе травостоя все же имеются. Важнейшим отличием является роль кермека сарептского, который в долинной степи обильно развивается во всех компонентах комплекса: в фоне, на солонцах и в микропонижениях. Иногда он становится кондоминантом и во время цветения образует особый аспект. В плакорной же дерновиннозлаковой степи это растение встречается лишь в небольшом количестве, преимущественно на солонцах.

Для долинной степи характерно также большое участие житняка *Agropyron imbricatum* R. et. Sch. в фоновом травостое, где он часто является одним из доминантов. Однако встречаются долинные степи и без житняка. Часто в долинных степях важную роль играет солодка, она встречается преимущественно в понижениях, но иногда и в составе степного фона, что несвойственно степям на плакоре.

Пятая, и последняя, стадия процесса наблюдается только в подзоне разнотравно-дерновиннозлаковой степи. Здесь наиболее повышенные участки надпойменных террас заняты степью переходной от долинной к плакорной. Она уже не комплексная и менее ксерофильна, чем долинная, но все же более ксерофильна, чем степь водораздельных пространств.

В подзоне дерновиннозлаковой степи эта стадия процесса отсутствует, так как здесь плакорная степь по степени ксерофильности мало отличается от незасоленной долинной и так же, как и эта последняя, является комплексной.

Все описанные сообщества и комплексы можно наблюдать в пределах одной и той же надпойменной террасы, но соотношение между ними различно на террасах разного возраста. На более молодых террасах чаще встречаются сообщества, соответствующие более ранним, а на древних — соответствующие более поздним стадиям процесса.

Характер растительности долинных степей изменяется по мере продвижения из менее засушливых зон в более засушливые, но это изменение происходит значительно медленнее, чем изменение растительности прилегающих водораздельных пространств. Степи на террасах западной и восточной частей долины Маныча сравнительно мало отличаются друг от друга, несмотря на то что первые расположены в зоне господства разнотравно-дерновиннозлаковой, а вторые — в зоне дерновиннозлаковой степи. Таким образом, в территориальном размещении долинных степей имеются признаки интразональности.

При всем их своеобразии, долинные степи близки к умеренно сухим, сухим и пустынным степям водораздельных пространств и в каждом отдельном случае без труда могут быть отнесены к одному из этих типов.

Принимая во внимание все изложенное, следует считать долинные степи особыми вариантами зональных типов степи, обусловленными особенностями субстрата, и в то же время определенным этапом (или рядом этапов) в формировании названных типов степи.

Литература

Горбачев Б. Н. (1959). Геоботаническая карта южной половины Ростовской области. В кн.: Природное районирование Северного Кавказа и Нижнего Дона. — Горбачев Б. Н. и О. С. Горожанкина. (1962). Метод растений-индикаторов при составлении карт восстановленного (докультурного) растительного покрова. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. — Зацепина Д. Я. (1965). Приманычские долинные степи. Тезисы докладов на Третьей научной конференции молодых специалистов Института ботаники АН УССР. — Зацепина Д. Я. (1966). Приманычские долинные степи. Украинский бот. журн., 1. — Миркин Б. М. (1963). О степной растительности в пойме р. Белой. Бот. журн., 7. — Новопокровский И. В. (1929). Материалы к познанию растительности Приманычской степи. Тр. Сев.-Кавк. ассоц. н.-и. институтов. — Новопокровский И. В. (1931). Растительность Салманычского водораздела и Приманычской низинной степи в районе оз. Гудило.

Ростовский
государственный университет.

(Получено 25 XII 1967).

УДК 632.954 : 632.51—582.998

Н. М. Жирмунская

ДЕЙСТВИЕ ГОРМОНАЛЬНЫХ ГЕРБИЦИДОВ НА КОРНЕВЫЕ ПОЧКИ *CIRSIUM ARVENSE* SCOP.

С 2 рисунками

N. M. ZHIRMUNSKAYA. THE EFFECT OF HORMONAL HERBICIDES ON THE RADICAL BUDS OF *CIRSIUM ARVENSE* SCOP.

Бодяк полевой *Cirsium arvense* Scop. относится к группе корнеотпрысковых сорняков, т. е. способен размножаться вегетативно путем образования побегов из корневых почек. Для химического уничтожения этого сорняка наиболее широко применяются гербициды 2,4-Д (2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота) и 2,3,6-ТБ (2,3,6-трихлорбензойная кислота), относящиеся к группе гормональных гербицидов. Практика показала, что обработка этими гербицидами вызывает отмирание не всей корневой системы бодяка полевого, а часть корней остается живой. Однако эта оставшаяся

часть корней обладает пониженной побегообразующей способностью. Помимо того что нарушается течение важнейших биохимических процессов, корневые почки испытывают на себе непосредственное воздействие гербицидов и теряют способность образовывать нормальные побеги. На корнях бодяка, обработанного гербицидами 2,4-Д и 2,3,6-ТБ, простым глазом заметны крупные бугорки и короткие плоские выросты. Они образовались на месте почек. В некоторых случаях на месте почек образовались целые пучки тонких корнеобразных выростов длиной до нескольких сантиметров. Анатомическое исследование этих выростов говорит о том, что строение их не похоже на строение обычного корня.

Внешние признаки изменения почек обнаруживаются через 1—2 месяца после обработки гербицидами. Весной следующего года после обработки 2,3,6-ТБ не остается ни одной нормальной жизнеспособной почки. Обработка 2,4-Д вызывает аналогичные изменения, но в гораздо меньшей степени, значительная часть почек остается неизмененной.

У молодых корней бодяка полевого корневые почки так же, как и боковые корни, возникают из перицикла напротив лучей протоксилемы. Зачаток корня можно отличить от зачатка почки даже на очень ранней стадии развития, когда у зачатка корня формируется корневой чехлик, а у зачатка почки - листовые примордии. Несколько позже начинает формироваться проводящая система: у зачатка корня - в виде центрального тяжа, у зачатка почки — в виде коллатеральных пучков, расположенных вокруг сердцевины.

На поперечных срезах корней обработанных гербицидами растений мы видим образования, не похожие ни на зачаток корня, ни на зачаток почки. Они не имеют листовых бугорков и над конусом нарастания находится подобие корневого чехлика, только гораздо большего по размерам и более плотного, чем у зачатка корня (рис. 1). О том, что это образование возникло из зачатка почки, свидетельствует наличие характерной для почки сердцевины, состоящей из паренхимы.

Рис. 1. Продольный срез новообразования, развившегося из зачатка почки в корнях *Cirsium arvense* L. после обработки гербицидами 2,4-Д и 2,3,6-ТБ.

В дальнейшем из подобного новообразования развивается короткий плоский вырост. На поперечном срезе выроста ясно видна центральная эллипсовидная зона, заполненная паренхимой. В периферической части этой зоны в чередующемся порядке расположены группы протоксилемы и первичной флоэмы. Их число колеблется от 6—9 до нескольких десятков. У нормального корня бодяка полевого имеется две группы ксилемы и флоэмы. С внешней стороны зона сердцевины и проводящих тканей окружена хорошо выраженной эндодермой. Прилегающие к эндодерме клетки внутренней коры расположены правильными рядами. Во внешней коре этот порядок нарушается. На более поздней стадии развития к центру от протоксилемы начинает формироваться метаксилема, а к центру от флоэмы образуется камбий, который начинает откладывать вторичную ксилему и флоэму (рис. 2). Подобное же строение имеют длинные корнеобразные выросты, о которых было сказано выше, только число групп ксилемы и флоэмы в них значительно меньше, чем в плоских коротких выростах.

Судя по анатомическому строению, те выросты, которые образовались из зачатков почек, представляют собой корневые фасциации. Образование фасциаций является одним из характерных признаков действия ростовых веществ (Синнот, 1963). Образование фасциаций под действием 2,4-Д было отмечено рядом авторов. Уайльд (Wilde, 1951) описала образование на кончиках корней фасоли, погруженных в среду, содержащую 2,4-Д, удлиненных гребней. При анатомическом анализе было выяснено, что каждый такой гребень представляет собой пластинку сросшихся боковых корней. Райнес и Гров (Reunes a. Grove, 1951) наблюдали образование фасциированных «протуберанцев», состоящих из большого числа корневых зачатков, на междоузлиях стебля кукурузы, обработанной 2,4-Д. На поперечных срезах фасциаций можно было различить эллипсоидальную область сердцевины, в которой разбросаны незрелые клетки мета- и протоксилемы, прерывистый перицикл, неясно выраженную эндодерму и зону коры. Эта картина близка к той, которую мы видим на поперечных срезах новообразований, развившихся из почек бодяка полевого.

Чтобы понять причину такого действия гербицидов на корневые почки, необходимо знать условия, способствующие образованию и развитию почек.

Образование зачатков почек и корней происходит из одинаковых очагов меристемы, не отличающихся на ранних стадиях развития, (Priestley a. Swingle, 1929; Dore, 1955; Кондратьева-Мельвиль, 1957). Дор считает, что эти очаги являются индифферентными, т. е. способными превратиться и в меристему корня, и в меристему побега, в зависимости от физико-химических условий среды во время начального развития. Важным фактором, определяющим направление развития зачатка, является содержание ауксинов в тканях растения. Высокое содержание ауксинов способствует развитию корней и ингибирует развитие почек. Открытие этой закономерности давно уже получило широкое практическое применение. Для предотвращения прорастания клубней картофеля их опрыскивают препаратом того или иного ростового вещества (обычно нафтилуксусной кислотой), которое тормозит развитие почек клубня (Регуляторы роста растений, 1958). Наоборот, для прерывания покоя клубней их обрабатывают ингибиторами ауксинов и тем самым вызывают развитие почек (Michener, 1942). С целью ускорения корнеобразования черенки древесных и кустарниковых пород обрабатывают ауксинами (Турецкая, 1961).

Содержание ауксинов регулирует развитие не только уже сформировавшихся почек, но и сам процесс их образования. Опыты с отрезками корней осины (Eliasson, 1962), цикория и одуванчика (Warmke a. Warmke, 1950), иван-чая (Emery, 1955) и культурами изолированных тканей (Skoog a. Tsui, 1948) показали, что естественное образование побегов на верхних концах этих отрезков и придаточных корней на нижних концах обусловлено разницей в содержании ауксинов. Обработка этих отрезков ростовыми веществами стимулирует образование корней на обоих концах отрезков и задерживает образование почек. Обработка отрезков ингибиторами ауксинов стимулирует образование побегов на обоих концах и задерживает образование корней. Обработка отрезков гербицидами, обладающими ауксиновыми свойствами, такими как 2,4-Д и 2,3,6-ТБ, дала тот же результат, что и обработка ауксинами (Eliasson, 1961). 2,3,6-ТБ ингибировала образование побегов на корнях осины в той же концентрации, что и индолилуксусная кислота (10^{-3} М), а 2,4-Д — в значительно более низкой концентрации ($3 \cdot 10^{-5}$ М) (Eliasson, 1961).

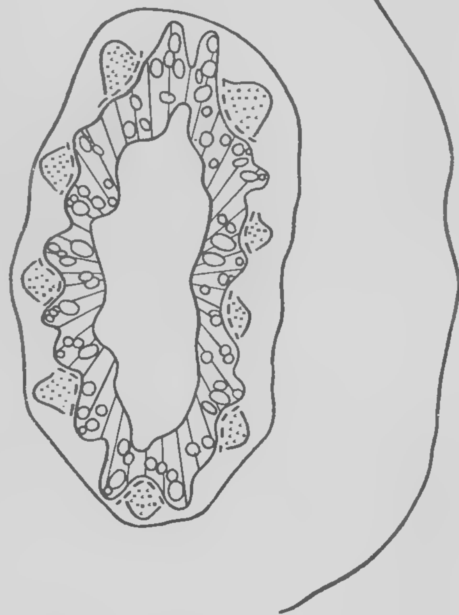


Рис. 2. Поперечный срез новообразования, развившегося из зачатка почки в корнях *Cirsium arvense* L. после обработки гербицидами 2,4-Д и 2,3,6-ТБ.

Таким образом, проникновение данных гербицидов в ткани корня смещает направление физико-химических процессов в сторону, благоприятную для развития корней и неблагоприятную для развития почек. Исходя из этого, можно предположить следующую причину образования корневых фасциаций на месте почек.

На ранней стадии развития почка состоит из конуса нарастания, по бокам которого закладываются зачатки листьев. В первое время зачаточный лист растет своей верхушкой и листовой бугорок по своему строению сходен с верхушечной меристемой. Вместе с меристемами, закладывающимися в пазухах зачатков листьев, зачаток почки в целом представляет собой как бы комплекс верхушечных меристем. Введение гербицида в ткани корня создает условия, при которых каждая верхушечная меристема начинает развиваться по типу корневой меристемы и стимулирует образование типичной для корня проводящей системы. Все верхушечные меристемы срастаются и над ними образуется некоторое подобие ненормально разросшегося корневого чехлика. В некоторых случаях не все меристемы срастаются и из одной почки образуется несколько фасциированных выростов.

Следует отметить, что подобное перерождение претерпевают не все зачатки почек, а только те, которые находятся на самых ранних стадиях развития. Более сформировавшиеся почки могут и после обработки гербицидом давать нормальный побег, правда, с деформированными листьями.

Пока гербицид сохраняется в тканях корня, в последнем не могут возникать новые зачатки почек, а образовавшиеся ранее перерождаются.

Таким образом, токсическое действие гербицидов, обладающих ауксиновыми свойствами, на корневую систему бодяка полевого проявляется не только в отмирании корней, но и в снижении побегообразующей способности оставшейся живой части корней в результате перерождения почек.

Автор выражает глубокую благодарность Е. А. Кондратьевой-Мельвиль за постоянные консультации при проведении данной работы.

Литература

Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1957). Образование корневых отпрысков у некоторых травянистых двудольных. Вестн. ЛГУ, 1,3. — Регуляторы роста растений в сельском хозяйстве. (1958). — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Турецкая Р. Х. (1961). Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. — Dore J. (1955). Studies in the regeneration of horseradish. Ann. Bot., n. s., 19 : 127—137. — Emery A. E. H. (1955). The formation of buds on the roots of *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Phytomorphology, 5. — Eliasson L. (1961). The influence of growth substances on the shoot formation from the aspen roots. Physiol. plant., 14, 1. — Eliasson L. (1962). Responses of aspen roots to auxins with particular regard to the effects of chlorinated phenoxyacetic acid. Physiol. Plant., 15, 4. — Michener H. D. (1942). Dormancy and apical dominance in potato tissue. Amer. Journ. Bot., 29, 3. — Priestley J. H. a. C. F. Swingle. (1929). Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy. Un. St. Dep. Agric., Technic. Bull., 151. — Reines M. a. A. R. Grove. (1951). Some anatomical responses of corn to treatment with 2,4-D. Agric. Exp. St. State College, Pennsilvania, Bull., 541. — Skoog F. a. C. Tsui. (1948). Chemical control of growth and bud formation in tobacco stem segments and callus cultured in vitro. Amer. Journ. Bot., 35, 10. — Warmke H. E. a. G. L. Warmke. (1950). The role of auxin in the differentiation of root and shoot primordia from root cuttings of *Taraxacum* and *Cichorium*. Amer. Journ. Bot., 37, 4. — Wilde M. H. (1951). Anatomical modification of bean roots following treatment with 2,4-D. Amer. Journ. Bot., 38, 1.

Всесоюзный институт защиты растений, Ленинград.

(Получено 2 II 1967).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК (048) 581 9 (47)

М. Э. Кирпичников

КРАТКИЙ ОБЗОР ВАЖНЕЙШИХ ФЛОР И ОПРЕДЕЛИТЕЛЕЙ, ИЗДАННЫХ В СССР ЗА 50 ЛЕТ

M. E. KIRPICZNIKOV. A CONCISE SURVEY OF THE MOST IMPORTANT DESCRIPTIONS OF FLORAS AND KEYS FOR THE IDENTIFICATION OF PLANTS PUBLISHED IN THE U. S. S. R. DURING THE LAST 50 YEARS

I. Европейская часть СССР в целом

1. Дореволюционное наследие — определитель Б. А. Федченко и А. Ф. Флерова

Единственной сводкой, охватывающей флору всей европейской части дореволюционной России, была книга Б. А. Федченко и А. Ф. Флерова (1908—1910). Она называлась «Флора Европейской России. Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма». На северо-западе эта «Флора. . .» включала территорию Финляндии, на западе — Польшу, на юге границей служили предгорья Кавказа (исключительно), а на востоке включался Урал; остальные, неупомянутые здесь границы, совпадали с государственными.

В определитель Федченко и Флерова вошло 3542 вида, не считая множества разновидностей. Около 30% описанных видов иллюстрированы.

Вскоре после выхода книги Федченко и Флерова она была подвергнута резкой критике, особенно на страницах журнала «Труды Ботанического сада имп. Юрьевского университета», издававшегося под руководством и при самом деятельном участии Н. И. Кузнецова, а также в развернутой рецензии Р. Регеля (1911). Лишь изредка (Ширяев, 1909) отзывы были благожелательными. не содержащими серьезных упреков по отношению к качеству определителя.

Рецензенты обвиняли Федченко и Флерова в неясном и сбивчивом понимании таксономических единиц, в плохих ключах для определения, в пропусках таксонов и их синонимов, в неточных или ошибочных указаниях на географическое распространение, в безусловной компилятивности книги, но без указаний источников компиляции, а также в других «грехах». В развернувшейся полемике Б. А. Федченко (1911а, 1911б, 1911в) пытался оправдаться и ответить своим главным критикам — Ф. Ненюкову (1909, 1910, 1911), Кузнецову (1911а, 1911б) и Регелю (1911; см. также 1912).

Нужно сказать, что критика определителя Федченко и Флерова была все же слишком пристрастной и, в целом, несправедливой. Почти не отмечалось, что авторы определителя, трудившиеся над его составлением без малого шесть лет, использовали обширные гербарные материалы и хорошо освоили важнейшие литературные источники (здесь чувствуется эрудиция Федченко, бывшего большим знатоком ботанической литературы). Обработка особо трудных родов — *Taraxacum* и *Hieracium* — была выполнена (соответственно) двумя известными иностранными специалистами — Г. Хандель-Маццетти (H. Handel-Mazzetti) и К. Цаном (K. H. Zahn). Кроме того, Федченко и Флеров привлекли нескольких отечественных ботаников для обработки отдельных систематических групп.[1]

[1] Н. В. Цингер обработал р. *Camelina*; В. С. Доктуровский — сем. *Droseraceae*, *Crassulaceae*, *Saxifragaceae*, *Geraniaceae*, *Euphorbiaceae* и *Umbelliferae*, а также роды *Mespilus*, *Rubus*, *Fragaria*, *Potentilla* и *Centaurea*; В. А. Дубянский — р. *Thymus*; О. Э. Кнорринг и З. А. Минквиц — сем. *Gentianaceae*. Кроме того, специально оговорено, что р. *Doronicum* обработан по статье С. С. Ганешина («О двух видах *Doronicum* юго-западной России», 1909), а таблица для определения видов р. *Viola* составлена по статье Купффера («Предварительная система фиалок русской флоры», 1903).

Книга Федченко и Флерова была удовлетворительной для своего времени сводкой хотя она и не может считаться итогом критической переработки всего материала по флоре огромной территории европейской части России. Но, несмотря на удовлетворительный уровень этой сводки, ее фактические недостатки — изменение границ государства, господство иного подхода к оценке объема вида, а также другие причины, среди которых не последнее место занимала «плохая репутация» этого труда. — не позволили использовать его в качестве основы для создания пособия подобного рода в советское время. Такой основой послужила книга В. И. Талиева

2. Советский определитель С. С. Станкова—В. И. Талиева

1) *История создания. Краткая характеристика определителя В. И. Талиева. Главные особенности издания, переработанного С. С. Станковым.*

За полвека Советской власти вышла всего одна книга, посвященная флоре европейской части СССР в целом. Это — «Определитель высших растений европейской части СССР», созданный С. С. Станковым на базе книги того же названия, написаной В. И. Талиевым.

В. И. Талиев, как известно, был блестящим популяризатором. Свой «Определитель. . .» он впервые издал еще до революции, в 1907 г. Затем Талиев неоднократно перерабатывал, дополнял и совершенствовал эту свою книгу, выдержавшую 10 изданий (2 — до революции, 7 — после революции и 1 в переводе на украинский язык).

В предисловии к первому изданию Талиев писал, что он преследовал « . . цель дать более или менее общедоступное руководство для определения растений, преимущественно для более южной, восточной и западной России, не претендуя на специально-научные задачи».[1] Книга Талиева составлена просто и удобно. Контингент ее пользователей — широкий круг учащихся, агрономы, любители ботаники и т. п., но не научные работники. Талиев был противником помещения в основной текст «мелких видов», по крайней мере в книгах, рассчитанных на массового читателя. Как он писал, в его определителе «. . . стремящемся соединить краткость с общедоступностью, фигурируют преимущественно „линнеевские“ или „сборные“ виды». Семейства (впервые в отечественном популярном определителе?) Талиев расположил по системе А. Энглера.[2]

Простота изложения, хорошие таблицы для определения с подробными объяснениями как ими пользоваться, небольшой словарь терминов и краткие сведения по морфологии, а также другие особенности в сочетании с компактностью книги способствовали ее широкому распространению. Нужно отметить еще одно достоинство книги Талиева: автор ее проявил тонкое «чувство языка» при переводе латинских видовых эпитетов на русский язык; многие из его переводов несомненно очень удачны.

Сведения о «мелких» видах у Талиева даны лишь выборочно, в примечаниях к «основным» видам и преследуют скорее педагогическую цель — обратить внимание на характер видов и их изменчивость, чем стремление дать полное представление о всех видах района флоры.

Внося поправки в некоторые переиздания (часть из них были стереотипными), Талиев наибольшее внимание уделял флоре Украины с Крымом, а затем флоре средней полосы европейской части СССР; растения других областей охарактеризованы слабее, а крайнего севера и северо-запада приводятся довольно случайно. Впрочем, указания на географическое распространение в рассматриваемой книге нужно признать вообще весьма несовершенными.

Такова в наиболее общих чертах характеристика труда Талиева. Превосходный педагог, он достиг своей основной цели, создав пособие для определения растений, рассчитанное на очень широкий круг лиц.

С. С. Станков задался целью создать определитель растений для территории европейской части СССР, используя в качестве основы книгу Талиева. Эта чрезвычайно нелегкая и в высшей степени трудоемкая задача была завершена Станковым в 1948 г. При этом определитель Талиева был подвергнут столь коренной переделке, что увидеть сквозь новый текст старую талиевскую канву — очень нелегко. Переработка Станкова так далека от исходного оригинала и главное столь ему противоречит в принципиальных установках, что сохранение фамилии Талиева в новой книге (где авторы обозначены «С. С. Станков—В. И. Талиев», т. е. через тире) вряд ли вообще можно считать уместным. Даже с чисто внешней стороны, если обращать внимание только на формат и объем книги, прежде компактная и общедоступная, она в новом издании стала громоздкой и нелегкой для пользования.

Четыре главных момента определяют новое лицо определителя Станкова по сравнению с вариантом Талиева. Два из них надо оценить положительно: 1) расширение территории — европейская часть СССР охвачена целиком (в границах, сложившихся после Великой Отечественной войны), включая арктические районы; 2) внесение данных о всех основных культурных растениях. К двум другим — 3) изменению объема таксономических единиц и 4) изменению системы — приходится отнестись отрицательно.

[1] Подчеркнуто мною, — *М. К.*

[2] Система А. Энглера, опубликованная впервые в 1892 г., вскоре стала пользоваться большой популярностью среди русских систематиков, вытесняя господствовавшую до этого в работах наших ученых систему О. П. Декандоля. В начавшейся печатанием в 1901 г. «Флоре Маньчжурии» В. Л. Комаров (одним из первых в отечественной литературе) расположил материал по системе Энглера.

Уже указывалось что Талиев в своем определителе совершенно сознательно считал нужным помещать виды в широком их толковании. В предисловии к 3-му изданию — первому из вышедших в советское время (1927), Талиев писал: «Что касается объема вида, то я продолжаю стоять на первоначальной точке зрения,[1] что дробление видов, к которому стремится новейшая систематика, в подобного рода пособиях нерационально. . .». И далее Талиев объясняет почему он так считает.

С. С. Станков, явно вопреки Талиеву, принимает вид и род в узком понимании. Это вполне допустимо в собственной работе, но при чем здесь Талиев?

Станков изменил систему Энглера, по которой были расположены семейства в определителе Талиева. Расположение семейств дано в соответствии с собственными взглядами Станкова, аргументированными на двух с небольшим страницах «Предисловия» (издания 1949 г.). Не говоря уже о том, что «система» эта — не система, а лишь обрывок системы, едва обоснованный и весьма спорный (см. хотя бы помещение *Tamaricaceae* рядом с *Cucurbitaceae*), еще более спорна полезность введения в каждый определитель своей особой системы. Ссылка на конкретный случай из истории ботаники, когда новая система была опубликована в локальной флоре, сама по себе верна, но факты между собой несравнимы. Действительно, в 1864 г. известный немецкий ученый Александр Браун опубликовал свою систему растительного мира в бранденбургской флоре своего ученика П. Ашерзона. Однако она опубликована там в виде совершенно особого раздела и изложена достаточно развернуто — на 46 страницах.[2]

Аргументы против уместности введения в каждый определитель своей особой системы опубликованы А. И. Толмачевым (1964) и представляются вполне убедительными. В крайнем случае в популярном определителе лишь тогда можно распределять материал по оригинальной (не общепринятой) системе, если она где-то до этого хорошо аргументирована в печати. Существует множество «профессорских» систем, так как чуть ли не каждый «уважающий себя» профессор составляет свою «систему» для чтения лекций по систематике. Но полезность таких «систем» сама по себе сомнительна, а пропаганда их в определителях совершенно не достигает цели.

Вскоре после выхода в свет книги Станкова—Талиева она была подвергнута резкой критике и при этом вовсе не за указанные недостатки, а за многочисленные фактические ошибки в отношении конкретных таксонов. «Небрежная работа», так озаглавил П. Б. Раскатов (1951) рецензию на книгу. В отзыве М. В. Клокова (1951) указано, что Станковым пропущено около 500 видов, а общий вывод таков: книга нуждается в коренной переработке. Наиболее подробный разбор книги Станкова принадлежит С. В. Голицыну (1951).

Подлинный «голод» на определители, способствовавший быстрому исчезновению с рынка книги Станкова—Талиева, а также необходимость устранения многочисленных ошибок (о чем указывалось в рецензиях), содействовали появлению нового издания. Оно появилось в свет в 1957 г.

В издании 1949 г. для территории европейской части СССР приводилось 4473 дикорастущих вида, относимых к 132 семействам и 959 родам (число видов на 23% больше, чем во «Флоре Европейской России» Федченко и Флерова). В издании 1957 г. число дикорастущих видов достигло 5090, а число родов и семейств возросло соответственно до 984 и 134.

Заметное увеличение числа таксонов во втором издании само по себе показывает, что оно было сильно переработано. Однако общий стиль книги не изменился — в ней снова оказалось большое число погрешностей (Котов, 1958; Голицын, 1959). Основные ошибки относятся к искажениям географического распространения видов по территории европейской части СССР. При этом, как отметил С. В. Голицын (1959 : 877), бросается в глаза «Крайняя небрежность в обращении с фактами РСФСР и необычайная „щепетильность“ в отношении украинских данных. . .». В самом деле, Станковым довольно тщательно учтены виды, приведенные в «Визначнике рослин УРСР» (1950) и в вышедших до 1956 г. томах «Флоры УРСР», а также публикации по флоре Крыма. Зато «внеукраинские» источники частично вообще игнорированы или использованы небрежно. Это, например, относится к 8-му изданию определителя П. Ф. Маевского, вышедшему в 1954 г. под редакцией Б. К. Шишкина. Пренебрежение целым рядом литературных источников и привело Станкова к неверным указаниям на распространение множества видов.

Критике подверглась и позиция Станкова по отношению к объему вида. Отмечалось, что он полностью принимает «архимелкие» виды (Голицын, 1959 : 879) М. В. Клокова и его последователей, а в некоторых случаях и сам творит виды, еще более мелкие, чем у признанных им авторитетов.

Третья группа основных замечаний по книге Станкова относится к невозможности ее использования в качестве учебного пособия для государственных университетов, педагогических и сельскохозяйственных институтов. Несмотря на то, что она допущена Министерством высшего образования СССР для этой цели, чрезмерное число опечаток и небрежностей в ключах для определения препятствуют успешному использованию книги для практических занятий со студентами.

[1] Подчеркнуто мною, — *М. К.*

[2] Uebersicht des Natürlichen Systems nach der Anordnung desselben von Alexander Braun. In: P. Ascherson. Flora der Provinz Brandenburg . . . Berlin, 1864 : 22—67.

Таковы вкратце выводы рецензентов. И все же, несмотря на резкие отзывы о книге, она до сих пор остается единственным источником, дающим довольно ясное представление о флоре европейской части СССР в целом. В этом, несомненно, большая заслуга С. С. Станкова. Общий видовой состав высших растений европейской части СССР учтен Станковым довольно полно и удовлетворительнс.

2) *Некоторые конкретные особенности определителя Станкова—Талиева, связанные с трактовкой таксонов.* Речь идет о тех сторонах определителя, которые существенны для сопоставления приводимых в нем данных с аналогичными сведениями по «Флоре СССР» (Кирпичников, 1967). Таких сторон несколько.

а) Некоторые семейства, признанные Станковым, во «Флоре СССР» отдельно не выделялись. Таковы: 1) *Fumariaceae*, 2) *Illecebraceae*, 3) *Selaginaceae*, 4) *Grossulariaceae*, 5) *Trilliaceae*, 6) *Ruscaceae*, 7) *Zannichelliaceae*, 8) *Ruppiaceae* и 9) *Scheuchzeriaceae*. Для сравнимости подсчетов с «Флорой СССР» они включены здесь в таблице 1 в следующие семейства (соответственно): 1) в *Papaveraceae*; 2) *Caryophyllaceae*; 3) *Scrophulariaceae*; 4) *Saxifragaceae*; 5) и 6) *Liliaceae*; 7) и 8) *Potamogetonaceae* и 9) *Juncaginaceae*. Кроме того, сем. *Cannab (in) aceae* в табл. 1 помещено под *Moraceae* (как во «Флоре СССР»). *Cuscutaceae*, несмотря на дробное понимание Станковым семейств, у него отдельно не выделено; ниже, в табл. 1 это сделано.

б) С. С. Станков принимает вид в узком смысле и более всего был склонен придерживаться позиций М. В. Клокова, признающего виды в самом суженном понимании.

в) С. С. Станков не смог учесть данные «Флоры СССР» по таким крупным и важным семействам, как *Orobanchaceae*, *Rubiaceae*, *Caprifoliaceae*, *Valerianaceae*, *Dipsacaceae*, *Campanulaceae* и *Compositae*. Тома «Флоры СССР» с обработками этих семейств вышли позднее, чем книга Станкова.[1] Поэтому сравнение числа видов этих семейств с числом видов у тех же семейств по данным «Флоры СССР» будет наименее точным. Например, в обработке М. В. Клоковым рода *Asperula* (в 23-м томе «Флоры СССР») им описаны с территории европейской части СССР (включая Крым) более 15 новых видов, естественно не учтенных Станковым. С обработками других авторов такой разницы нет; в них во «Флоре СССР» после выхода книги Станкова было описано с европейской части СССР всего около 30 новых видов (4 вида р. *Galium*, 1 — *Lonicera*, 3 — из *Campanulaceae* и примерно 20 различных *Compositae*).

Нужно, с другой стороны, учесть, что часть видов у Станкова «спрятана» в примечаниях и в подсчеты они не входят. Так, например, в примечании к *Delphinium elatum* указано, что «В Карпатах растет особая раса этого вида — *D. intermedium* Sol.». При *Ranunculus illyricus* L. написано, что «Для южной полосы Украинской ССР описана близкая раса *R. scythicus* Klok. . . .». При *Dianthus arenarius* приводятся близкие «мелкие» виды С. В. Юзепчука — *D. krylovianus* и *D. volgicus*. 3 вида рода *Minuartia*, описанные М. В. Клоковым, можно найти в примечании к *M. setacea*. В большом количестве «гибридные и переходные виды» приводятся к р. *Rubus*. Много «близких мелких видов» С. В. Юзепчука фигурируют в примечаниях к р. *Alchemilla*, — и т. д. и т. п. Общее число таких «спрятанных» в примечаниях видов, таксономическая оценка которых Станковым большей частью неопределенна, равно приблизительно 80.

При сопоставлении данных Станкова со сведениями во «Флоре СССР» полезно учесть только что приведенные замечания, но в целом эти данные надо признать сопоставимыми, за исключением, однако, сем. *Compositae*, в особенности родов *Hieracium* и *Taraxacum*, которые Станков понимает более упрощенно, чем авторы «Флоры СССР». Для рода *Hieracium* Станков приводит всего 38 «основных» видов, внутри которых различаются еще около 75 «переходных видов к другим близким видам»; цифра 75 в общий подсчет видов не входит.

Для рода *Taraxacum* лишь в примечании к одному виду — *T. nivale* указано, что у него в результате апогамии «. . . образуются стойкие мелкие расы и формы», из которых две (помимо основной) приводятся, но в счет видов не входят. Остальные виды, например *T. officinale*, надо понимать, по Станкову, вероятно, как «хорошие» виды. Впрочем, упрощенность (а подчас и примитивизм) характерен для трактовки р. *Taraxacum* не только для книги Станкова, а в неменьшей степени и для многих других отечественных флор и определителей. Достаточно напомнить, что и во «Флоре СССР» множество апомиктов из родства *T. officinale* даже не упоминаются, так же как и апомикты некоторых других коллективных видов. В последнем издании определителя Маевского (1964) просто опущен такой известный вид, как *T. obliquum*. Одним словом, одуванчикам у нас пока «не везет».

3. Некоторые итоги изучения флоры европейской части СССР

Что же характерно для флоры европейской части СССР? Данные определителя Станкова—Талиева дают возможность частично ответить на этот вопрос.

В табл 1 можно найти сведения о числе родов и видов покрытосеменных рассматриваемой территории.

14 семейств содержат более чем по 100 видов. Они включают в себя все вместе 645 родов и 3589 видов, что составляет соответственно 67.6 и 72% всех покрытосемен-

[1] К моменту подписания на выход в свет определителя Станкова вышло 22 тома «Флоры СССР», содержащие обработки по сем. *Scrophulariaceae* включительно, следуя системе Энглера.

ТАБЛИЦА 1

Семейства покрытосеменных растений европейской части СССР, расположенные в порядке убывания числа видов (по С. С. Станкову—В. И. Талиеву, 1957)

№ п/п	Семейство	Число видов	Число родов	Наиболее крупные роды с числом видов от 20 и более (в скобках указано число видов)
	А. Семейства, содержащие более чем по 100 видов			
1	*Compositae*	589	104	*Centaurea* (71), *Artemisia* (48), *Hieracium* (38), *Senecio* (28), *Cirsium* (24), *Tragopogon* (23).
2	*Gramineae*	434	99	*Poa* (38), *Festuca* (34), *Agropyron* (22), *Bromus* (21), *Calamagrostis* (21), *Agrostis* (20).
3	*Leguminosae* (*Papilionaceae*)	373	39	*Astragalus* (73), *Trifolium* (42), *Vicia* (40), *Medicago* (23).
4	*Rosaceae*	286	31	*Potentilla* (70), *Alchemilla* (66), *Rosa* (45), *Rubus* (27).
5	*Caryophyllaceae* (+*Illecebraceae*)	259	34	*Dianthus* (45), *Silene* (32), *Cerastium* (30), *Minuartia* (21).
6	*Cruciferae*	259	72	*Alyssum* (20), *Draba* (20).
7	*Cyperaceae*	240	19	*Carex* (170), *Eleocharis* (23).
8	*Labiatae*	199	38	*Thymus* (44).
9	*Scrophulariaceae* (+*Selaginaceae*)	184	26	*Veronica* (48), *Euphrasia* (28), *Pedicularis* (23).
10	*Umbelliferae*	184	74	(Самые большие роды *Bupleurum*, *Seseli* и *Peucedanum* содержат соответственно 17, 15 и 11 видов).
11	*Ranunculaceae*	175	24	*Ranunculus* (54), *Aconitum* (20).
12	*Liliaceae* (+*Ruscaceae* и *Trilliaceae*)	163	30	*Allium* (48), *Gagea* (27).
13	*Chenopodiaceae*	133	29	*Chenopodium* (24), *Salsola* (23).
14	*Boraginaceae*	111	26	(Самые большие роды *Myosotis* и *Onosma* содержат соответственно 18 и 11 видов).
	Б. Семейства, содержащие более чем по 50 видов[1]			
15	*Polygonaceae*	84	8	*Polygonum* (46), *Rumex* (29).
16	*Orchidaceae*	68	28	*Orchis* (25).
17	*Rubiaceae*	64	5	*Galium* (39), *Asperula* (20).
18	*Euphorbiaceae*	58	4	*Euphorbia* (53).
19	*Juncaceae*	56	2	*Juncus* (38), *Luzula* (18).
20	*Salicaceae*	54	2	*Salix* (50).
	В. Семейства, содержащие от 10 до 50 видов[2]			
21	*Gentianaceae*	44	8	*Gentiana* (28).
22	*Primulaceae*	44	14	*Primula* (15).
23	*Saxifragaceae* (+*Grossulariaceae*)	39	5	*Saxifraga* (27).
24	*Violaceae*	37	1	*Viola* (37).
25	*Geraniaceae*	35	3	*Geranium* (27).
26	*Papaveraceae* (+*Fumariaceae*)	35	7	*Papaver* (15).
27	*Valerianaceae*	33	4	*Valeriana* (17), *Valerianella* (14).
28	*Orobanchaceae*	32	5	*Orobanche* (27).
29	*Crassulaceae*	31	6	*Sedum* (18).
30	*Iridaceae*	31	4	*Iris* (16).
31	*Campanulaceae*	30	6	*Campanula* (22).
32	*Malvaceae*	30	8	*Malva* (13).
33	*Onagraceae*	30	4	*Epilobium* (22).

[1] В последней графе приведены роды с числом видов в скобках от 10 и более.
[2] То же.

№ п/п	Семейство	Число видов	Число родов	Роды с числом видов от 10 и более (в скобках указано число видов)
34	*Dipsacaceae*	28	7	(Самый большой род *Scabiosa* содержит всего 8 видов).
35	*Potamogetonaceae* (+*Ruppiaceae* и *Zannichelliaceae*)	28	4	*Potamogeton* (22).
36	*Linaceae*	25	2	*Linum* (24).
37	*Plantaginaceae*	19	2	*Plantago* (18).
38	*Cuscutaceae*	18	1	*Cuscuta* (18).
39	*Plumbaginaceae*	18	3	(Самый большой род *Limonium* содержит всего 9 видов).
40	*Betulaceae*	16	4	(Самый большой род *Betula* содержит всего 8 видов).
41	*Ericaceae*	15	12	(Большинство родов представлено всего 1 видом; в роде *Rhododendron* — 3, а в роде *Cassiope* — 2 вида).
42	*Lythraceae*	15	4	(В самом большом роде *Lythrum* всего 9 видов).
43	*Solanaceae*	14	7	(В самом большом роде *Solanum* всего 5 видов).
44	*Tamaricaceae*	14	2	*Tamarix* (11).
45	*Cistaceae*	13	3	*Helianthemum* (10).
46	*Polygalaceae*	13	1	*Polygala* (13).
47	*Caprifoliaceae*	12	4	(В самом большом роде *Lonicera* всего 6 видов).
48	*Alismataceae*	11	6	(В самом большом роде *Alisma* всего 4 вида).
49	*Convolvulaceae*	11	2	(В роде *Convolvulus* 8 видов).
50	*Hydrocaryaceae*	11	1	*Trapa* (11).
51	*Hypericaceae*	11	1	*Hypericum* (11).
52	*Urticaceae*	10	2	(В роде *Urtica* — 6, а в роде *Parietaria* всего 4 вида).

Г. Семейства, содержащие 9 и менее видов

53	*Amaranthaceae*	9	1
54	*Nymphaeaceae*	9	3
55	*Sparganiaceae*	9	1
56	*Ulmaceae*	9	2
57	*Lentibulariaceae*	8	2
58	*Rutaceae*	8	5
59	*Santalaceae*	8	1
60	*Elatinaceae*	7	1
61	*Pyrolaceae*	7	4
62	*Amaryllidaceae*	6	4
63	*Araceae*	6	3
64	*Asclepiadaceae*	6	2
65	*Ceratophyllaceae*	6	1
66	*Polemoniaceae*	6	2
67	*Thymelaeaceae*	6	3
68	*Typhaceae*	6	1
69	*Aceraceae*	5	1
70	*Apocynaceae*	5	2
71	*Callitrichaceae*	5	1
72	*Cornaceae*	5	3
73	*Droseraceae*	5	2
74	*Fagaceae*	5	2
75	*Haloragaceae* (*Halorrhagidaceae*)	5	2
76	*Hydrocharitaceae*	5	5
77	*Lemnaceae*	5	3
78	*Loranthaceae*	5	3
79	*Oleaceae*	5	4
80	*Tiliaceae*	5	1
81	*Vacciniaceae*	5	2
82	*Zygophyllaceae*	5	3
83	*Aristolochiaceae*	4	2

№ п/п	Семейство	Число видов	Число родов
84	*Celastraceae*	4	1
85	*Najadaceae*	4	1
86	*Rhamnaceae*	4	3
87	*Anacardiaceae*	3	3
88	*Berberidaceae*	3	2
89	*Cucurbitaceae*	3	2
90	*Frankeniaceae*	3	1
91	*Globulariaceae*	3	1
92	*Juncaginaceae* (+*Scheuchzeriaceae*)	3	2
93	*Moraceae* (*Cannabaceae*)	3	2
94	*Oxalidaceae*	3	1
95	*Portulacaceae*	3	2
96	*Resedaceae*	3	1
97	*Verbenaceae*	3	2
98	*Araliaceae*	2	1
99	*Balsaminaceae*	2	1
100	*Capparidaceae*	2	2
101	*Zosteraceae*	2	1

Семейства, представленные каждое 1 видом:

Adoxaceae,	*Molluginaceae*,[1]
Butomaceae,	*Monotropaceae*,
Diapensiaceae,	*Myricaceae*,
Dioscoreaceae,	*Staphyleaceae*,
Elaeagnaceae,	*Theligonaceae*.
Empetraceae,	*Vitaceae*.
Lobeliaceae,	

ных европейской части СССР. Однодольных на этой же территории — родов 215, или 22.6%, а видов 1079, или 21.7%. Самые крупные семейства однодольных: *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Liliaceae* и *Orchidaceae*. Двудольных: родов 736, или 77.4%, а видов 3904, или 78.3% от всех покрытосеменных европейской части СССР. Самые крупные семейства те же, что и в других флорах умеренных областей: *Compositae*, *Leguminosae*, *Rosaceae*, *Caryophyllaceae* и *Cruciferae*. 25 семейств, указанные во «Флоре СССР», не имеют в европейской части Советского Союза дикорастущих представителей. Это

ТАБЛИЦА 2

Последовательность расположения наиболее крупных семейств в зависимости от числа видов по данным «Флоры СССР» и определителя Станкова—Талиева

Семейство	Порядковый номер	
	во «Флоре СССР»	во «Флоре европейской части СССР»
Compositae	1	1
Leguminosae	2	3
Gramineae	3	2
Labiatae	4	8
Cruciferae	5	5 (6)
Umbelliferae	6	10
Rosaceae	7	4
Liliaceae	8	12
Caryophyllaceae	9	5 (6)
Scrophulariaceae	10	9
Cyperaceae	11	7
Ranunculaceae	12	11
Boraginaceae	13	14
Chenopodiaceae	14	13

[1] Во «Флоре СССР» включено в *Aizoaceae*.

почти исключительно тропические и субтропические семейства. На территории СССР они представлены одним или немногими видами и произрастают преимущественно в теплых районах Закавказья и Средней Азии, а также на Дальнем Востоке. Таковы, например, *Actinidiaceae*, *Aquifoliaceae*, *Bignoniaceae*, *Buxaceae*, *Chloranthaceae*, *Magnoliaceae*, *Menispermaceae*, *Rafflesiaceae* и др.

Выпадение территорий Закавказья и Средней Азии приводит к иной последовательности расположения наиболее крупных семейств и родов. По отношению к семействам это показано в табл. 2.

Во флоре европейской части сравнительно немного крупных родов. Один единственный род *Carex* содержит свыше 100 видов (170).[1] Немногие роды содержат 50 и более видов: *Astragalus* (73), *Centaurea* (71), *Potentilla* (70), *Alchemilla* (66), *Ranunculus* (54), *Euphorbia* (53), *Salix* (50). От 45 и более видов у родов *Allium* (48), *Artemisia* (48), *Veronica* (48), *Polygonum* (46), *Dianthus* (45) и *Rosa* (45).

4. Сопоставление флоры европейской части СССР с флорой Европы в целом

Большой интерес представляет сравнение данных по флоре европейской части СССР с флорой Европы в целом. Это лучше всего делать на основе ныне издающейся «Flora Europaea». Пока вышел только 1-й том этой крупной сводки (1964). Для примера сопоставим некоторые данные по двум семействам — *Betulaceae* (деревья и кустарники) и *Polygonaceae* (травянистые растения). Для краткости «Flora Europaea» ниже помечена буквами F. E., а авторы таксонов и обработок не упоминаются.

1. *Betulaceae*. У Станкова 4 рода — *Betula*, *Alnus*, *Carpinus* и *Corylus*. Во F. E. к ним добавляется еще 1 род *Ostrya*, в европейской части СССР дико не произрастающий.

Из 8 видов р. *Betula*, которые привел Станков, во F. E. признаются только 4: *B. pendula*, *B. pubescens*, *B. humilis* и *B. nana*. *B. sukaczewii* рассматривается как возможный гибрид *B. pubescens*×*B. nana*. *B. borysthenica* Klok. не принимается. *B. exilis* Sukacz., приводимая для Урала, во F. E. не упоминается. *B. tortuosa* Ledeb. низведена до подвида *B. pubescens*.

У Станкова приводятся 4 вида ольхи: *Alnus fruticosa*, *A. viridis*, *A. glutinosa* и *A. incana*. Во F. E. *A. fruticosa* трактуется в качестве подвида *A. viridis*, т. е. по К. Ниману (1881 г.). Остальные виды ольхи признаются. Сверх того во F. E. пронумерованы еще 2 вида: *A. rugosa* — североамериканского происхождения, широко культивируемый, и *A. cordata*, дико растущий в Сев. Италии и на Корсике. Вид, описанный Н. И. Орловой в 1954 г. с Кольского полуострова — *A. kolaënsis* и пропущенный Станковым, во F. E. считается подвидом *A. incana*, т. е. принята точка зрения А. Лёве и Д. Лёве (A. Löve et D. Löve), высказанная ими по поводу этого таксона в 1961 г.

У Станкова приводится 3 дикорастущих вида р. *Carpinus*: *C. orientalis* и *C. caucasica* для Крыма и *C. betulus* для различных областей южной половины европейской части СССР. Во F. E. для всей Европы признаются всего 2 вида; третий из них — *C. caucasica* даже не упоминается, и мотивы этого неясны. *C. caucasica* указывался для Крыма не одним Станковым, а довольно многими исследователями (см., например, обработку В. И. Грубовым р. *Carpinus* во 2-м томе издания «Деревья и кустарники СССР», 1951).

Род *Corylus* во F. E. представлен 3 видами, 2 из которых характерны для Балканского полуострова, а один — *C. avellana* — широко распространен и в европейской части СССР.

2. *Polygonaceae*. У Станкова 8 родов и 84 вида. Во F. E. приводится 12 родов, а дикорастущих видов 95 (подробнее см. табл. 3). Из этих 12 родов только 1 — *Emex*, не встречается на территории европейской части СССР (и вообще в СССР). Род *Muehlenbeckia* не имеет дикорастущих представителей в Европе, а поэтому из сравнения должен быть исключен.[2] Род *Reynoutria*, к которому причислены *Polygonum cuspidatum* и *P. sacchalinense* из сравнения также исключается, так как оба упомянутых вида встречаются в Европе только в культуре.

По существующей в СССР традиции, род *Bilderdykia* (известный также под названием *Fallopia*) в качестве самостоятельного Станковым не признан. К *Bilderdykia* во F. E. отнесены широко распространенные и в европейской части СССР *Polygonum convolvulus* и *P. dumetorum*, а также еще 1 вид, культивируемый в Европе.

Роды *Calligonum*, *Fagopyrum*, *Koenigia* и *Oxyria* представлены в Европе и европейской части СССР одними и теми же видами. Род *Atraphaxis*, помимо 3 русских видов, имеет еще 1 вид, встречающийся в Греции и на Крите. Для рода *Rheum*, помимо 1 общего вида приводится еще 1 — болгарский.

Из 2 крупных родов — *Polygonum* и *Rumex* — остановимся в качестве примера на сопоставлении данных у Станкова и во F. E. по первому из них.

---

[1] В скобках указано число видов. Несомненно, что в группу с числом видов более 100 попадут в дальнейшем роды *Hieracium* и *Taraxacum*.

[2] Вообще нужно отметить, что принятая во F. E. сплошная нумерация для дикорастущих и культивируемых растений, когда последние никак особо не помечаются, не способствует быстрому восприятию истинной картины дикорастущей флоры Европы. В этом смысле обозначения у Станкова вполне удобны, а нумерация совершеннее, чем во F. E.

ТАБЛИЦА 3

Polygonaceae в определителе Станкова и во «Flora Europaea» (F. E.)

№ п/п	Род	Число видов		Примечание
		по Станкову	по F. E.	
1	*Atraphaxis*	3	4	Помимо 3 видов, встречающихся только в СССР, приводится еще 1 вид для Греции и Крита.
2	*Bilderdykia*	—	2	Во F. E. приводится еще 1 — третий вид, встречающийся только в культуре; 2 других вида у Станкова отнесены к р. *Polygonum*.
3	*Calligonum*	1	1	
4	*Emex*	—	1	
5	*Fagopyrum*	2	2	
6	*Koenigia*	1	1	
7	*Muehlenbeckia*	—	1	Только в культуре.
8	*Oxyria*	1	1	
9	*Polygonum*	46	31	Во F. E. приводятся еще 5 видов, разводимых в культуре.
10	*Reynoutria*	—	2	Оба вида встречаются в Европе только в культуре. Один из них, отмеченный и у Станкова, отнесен им к р. *Polygonum*.
11	*Rheum*	1	2	Один вид — эндем юго-запада Болгарии.
12	*Rumex*	29	47	Кроме 47 видов, во F. E. отмечены еще 3, разводимых в культуре.

Прежде всего бросается в глаза (см. табл. 3), что у Станкова для европейской части СССР приводится больше видов, чем во F. E. для всей Европы. Это объясняется различной трактовкой объема вида и еще некоторыми моментами:

а) несколько видов, принятых у Станкова, во F. E. низведены до ранга подвида (таких случаев, однако, очень немного);

б) довольно значительное число видов, отмеченных для европейской части СССР, во F. E. строго таксономически не квалифицированы, т. е. не отнесены в синонимы и не низведены в подвидовой ранг, а лишь упоминаются в примечаниях и, следовательно, не входят в общий подсчет видов;

в) несколько видов, из числа приводимых Станковым, во F. E. просто пропущены;

г) виды, установленные М. В. Клоковым или его более ранними предшественниками, работавшими примерно в той же манере (например, шведским исследователем р. *Polygonum* Карлом Линдманом), во F. E. практически исключаются, в то время как Станковым они принимаются почти безоговорочно.

Эти положения могут быть точнее иллюстрированы более подробным повидовым разбором р. *Polygonum*.

P. calcatum и *P. propinquum*, принятые у Станкова, во F. E. даны лишь в примечании к *P. arenastrum*, а этот последний вид ни во «Флоре СССР», ни у Станкова вообще не упоминаются; во F. E. о нем сказано, что он, по-видимому, распространен по всей Европе, исключая крайний север. Приводимый во «Флоре УРСР» и у Станкова для степей юга Украины вид Сумневича *P. agreste* во F. E. пропущен. *P. brittingeri* указывается у Станкова для Измаильского района; во F. E. это растение, произрастающее в бассейнах рек Дуная и Рейна, не имеет особого номера, а обсуждается в примечании к *P. lapathifolium*. Нахождение на территории СССР *P. brittingeri*, даже если признавать его в качестве особого вида, — достоверно не доказано. *P. heterophyllum* во F. E. признан синонимом *P. aviculare*, *P. kitaibelianum* — синонимом *P. patulum*, а *P. linicola* — синонимом *P. lapathifolium*. Вид Лепехина *P. laxmannii* во F. E. никак не комментируется (пропущен). Позицию *P. nodosum*, следуя F. E., уяснить нелегко. Вид этот обсуждается в примечании к *P. lapathifolium* и рассматривается как его разновидность, не будучи, однако, таксономически отмеченной как таковая. *P. raii* низведен до ранга подвида *P. oxyspermum*; здесь же в качестве синонима к последнему упоминается еще 1 вид — *P. robertii*. Очень неясно оценен во F. E. эндемичный *P. samariense*; в примечании к *P. salsugineum* упомянуто о сходстве *P. samariense* с этим видом, затем перечисляются довольно существенные отличительные признаки, но заключение о видовой самостоятельности *P. samariense* отсутствует. *P. scabrum* во F. E. включен в *P. lapathifolium*, а *P. spectabile* считается синонимом *P. patulum*.

Как уже упоминалось, *P. convolvulus* и *P. dumetorum* во F. E. отнесены к особому роду *Bilderdykia*, а культивируемый в европейской части СССР и в Европе *P. sachalinense* во F. E. причислен к роду *Reynoutria*.

Все до единого виды Клокова во F. E. не приняты: *P. acetosellum* лишь упоминается в примечании к *P. arenastrum*; *P. andrzejowskianum*, *P. hypanicum* и *P. saporoviense*

можно найти только в алфавитном указателе ко всему тому, где они помечены как синонимы *P. lapathifolium*; 3 вида — *P. bordzilowskii*, *P. novoascanicum* и *P. kotovii*, отнесены в синонимы к *P. patulum; P. janatae* и *P. pseudoarenarium* считаются синонимами *P. arenarium* ssp. *arenarium; P. scythicum* наряду с видом Бессера *P. neglectum* упоминаются в примечании к *P. rurivagum* — виду, который у Станкова не приводится вовсе (во «Флоре СССР» о нем немного сказано в примечании к *P. patulum*). У Станкова, наоборот, все только что упомянутые виды Клокова, за исключением лишь одного *P. novoascanicum*, — принимаются.

Во F. E. приняты только следующие виды, приводимые Станковым: *P. acetosum*, *P. alpinum*, *P. amphibium* (но во F. E. без таксономического выделения водной и наземной форм), *P. arenarium* (по F. E. у нас должен встречаться только ssp. *arenarium*), *P. aschersonianum*, *P. aviculare*, *P. bistorta*, *P. floribundum*, *P. foliosum*, *P. hydropiper*, *P. maritimum*, *P. minus*, *P. mite*, *P. orientale*, *P. patulum*, *P. persicaria*, *P. salsugineum*, *P. tinctorium* (культурный вид) и *P. viviparum*. Вид *P. oxyspermum*, описанный с территории Эстонии и отмеченный во F. E., у Станкова почему-то пропущен.

Во F. E. очень немного дикорастущих видов *Polygonum*, которые не встречаются на территории европейской части СССР. Это *P. scoparium* (Корсика, Сардиния), *P. equisetiforme* (преимущественно рудеральное растение Средиземноморья и юга Болгарии), *P. icaricum* (Эгейская область), *P. romanum* (западное Средиземье), *P. idaeum* (Крит), *P. graminifolium* (нижний и средний Дунай), *P. boreale* (сев. часть северо-запада Европы) и *P. salicifolium* (южная Европа).

Таковы в самых общих чертах данные по *Polygonaceae*, согласно Станкову и F. E. (за исключением обширного рода *Rumex*, обсуждение которого заняло бы при сопоставлении слишком много места). Трудно отделаться от впечатления, что Станков слишком некритично привел ряд видов р. *Polygonum* для европейской части СССР, но вместе с тем и более поздняя обработка во F. E. не приносит полного удовлетворения. В ней не чувствуется, что весь аутентичный материал был досконально изучен. Можно, однако, не сомневаться, что более глубокое, чем сделанное только что сопоставление данных, приведенных в книге Станкова, с данными «Флоры Европы», сопровождаемое использованием всех новейших исследований и анализом лучших флор и определителей по отдельным областям европейской части СССР, поможет систематикам заметно приблизиться к познанию истинного видового состава как флоры Европы в целом, так и европейской части СССР в отдельности.

Благодаря завершению «Флоры СССР» и окончанию «Флор» или «Определителей» по всем союзным республикам, расположенным на территории европейской части СССР, а также благодаря выходу в свет отдельных «Флор» по ряду областей (Ленинградской, Мурманской, Ярославской и др.) создались условия, благоприятствующие составлению нового о б щ е д о с т у п н о г о о п р е д е л и т е л я для всей территории европейской части СССР. Это должно быть компактное, хорошо иллюстрированное издание, напечатанное с учетом новейших достижений полиграфской техники (на легкой словарной бумаге, со специально подобранными шрифтами и т. д.), рассчитанное на самый широкий круг читателей и лишенное недостатков определителя Станкова.

Острая необходимость в подобного рода книге уже давно назрела.

Литература

1. Цитированная литература

Г о л и ц ы н С. В. (1951). К вопросу об издании «Флоры европейской территории СССР». (По поводу выхода в свет книги: С. С. Станков—В. И. Талиев. Определитель высших растений европейской части СССР. Советская наука, Москва, 1949). Бот. журн., 4 : 423—427. — Г о л и ц ы н С. В. (1959). (Рецензия). С. С. Станков и В. И. Талиев. Определитель высших растений европейской части СССР. 2-е изд. «Советская наука», М., 1957. Бот. журн., 6 : 873—881. — К и р п и ч н и к о в М. Э. (1967). «Флора СССР» — крупнейшее достижение советских систематиков. Бот. журн., 10 : 1503—1529. — К л о к о в М. В. (1951). (Рецензия): С. С. Станков, В. И. Талиев Определитель высших растений европейской части СССР. Переработанное и дополненное издание книги В. И. Талиева «Определитель высших растений европейской части СССР». Ботанічн. журн., 7,4 : 105—107. — К о т о в М. И. (1958). (Рецензия): С. С. Станков—В. И. Талиев. Определитель высших растений европейской части СССР, вид. 2, виправлене і доповнене (відп. редактор В. Г. Хржановський). Укр. бот. журн., 15,2 : 108—109. — К у з н е ц о в Н. (1911а). От Редакции. [По поводу ответа Б. А. Федченко на рецензию Ненюкова]. Тр. Бот. сада имп. Юрьевск. унив. 12,1 : 45—47. — К у з н е ц о в Н. И. (1911б). От редакции. [Краткий ответ на возражения Федченко, опубликованные в этом же номере журнала]. Тр. Бот. сада имп. Юрьевск. унив., 12,4 : 341. — М а е в с к и й П. Ф. (1954). Флора средней полосы европейской части СССР. 8-е испр. и доп. изд. Под общ. ред. чл.-корр. АН СССР Б. К. Шишкина. М.—Л., Сельхозгиз. 912 с. 323 рис. (в тексте). — Н е н ю к о в Ф. (1909). (Рецензия): Федченко Б. А. и Флеров А. Ф. Флора Европейской России. Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма. Часть I. СПб. 1908 г. Изд. Девриена. Тр. Бот. сада имп. Юрьевск. унив., 10,2—3 : 144—145. — Н е н ю к о в Ф. (1910). (Рецензия): Федченко Б. А. и Флеров А. Ф. Флора Европейской России. Часть II. Первичнопокровные. СПб. 1909. Тр. Бот. сада имп. Юрьевск. унив., 11,4 : 356—357. — Н е н ю к о в Ф. (1911). (Рецензия): Федченко Б. А. и Флеров А. Ф. Флора Европейской России. Часть III. Вторичнопокровные. СПб. 1910. Тр. Бот. сада имп. Юрьевск. унив. 12,1 : 65—66. — Р а с к а т о в П. Б. (1951). Небрежная работа. Вестн. высш. школы, 2 : 62. — Р е г е л ь Р. (1911). (Рецензия): Федченко Б. А. и Флеров А. Ф. Флора Европейской России. Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма. В 3 частях. Петерб. 1910. Вестн. садов., плодов. и огородн., 2 : 171—179. — Р е г е л ь Р. (1912). К ответу. . . По поводу заметки «От редакции» Трудов Ботанического сада императорского Юрьевского университета. Тр. Бот. сада имп. Юрьевск. унив., 13,1 : 33. — Т о л м а ч е в А. И. 1964. (Рецензия): Ботанический атлас. Коллектив авторов под общей редакцией Б. К. Шишкина. Бот. журн., 8 : 1212—1213. — Ф е д ч е н к о Б. А. (1911а). По поводу рецензии г-на Ненюкова на «Флору Европейской России». Б. А. Федченко и А. Ф. Флерова. Тр. Бот. сада имп. Юрьевск. унив., 12, 1 : 44. — Ф е д ч е н к о Б. А. (1911б). По поводу заметки «От редакции» Трудов Ботанического сада императорского Юрьевского университета. Тр. Бот. сада имп. Юрьевск. унив., 12, 4 : 338—341. — Ф е д ч е н к о Б. А. (1911в). Pro domo sua. (По поводу рецензии г. Р. Регеля о книге Б. А. Федченко и А. Ф. Флерова «Флора Европейской России», С.-Петербург, 1910 года). Вестн. садов., плодов. и огородн., 5 : 455—460. — Ф е д ч е н к о Б. А. и А. Ф. Ф л е р о в. (1908—1910). Флора Европейской России. Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма. В 3 частях. С 1084 рис. в тексте и подробным алфавитным указателем. СПб. Изд. А. Ф. Девриена. Ч. I. (1908). Папоротникообразные.— Голосеменные. — Однодольные. IV, 286 с. 204 рис. (в тексте). Ч. II. (1909). Первичнопокровные, 4, 289—710 с. 387 рис. (в тексте). Ч. III. (1910). Вторичнопокровные. 4, 713—1204, VIIIс. 493 рис. (в тексте).[1] — Ш и р я е в Г. (1909). (Рецензия): Б. А. Федченко и А. Ф. Флеров. Флора Европейской России. Ч. II. Первичнопокровные. Лесной журн., 39, 7 : 936—937. — F l o r a E u r o p a e a. 1964. Vol. 1. *Lycopodiaceae* to *Platanaceae*. Ed. by T. G. Tutin and al. with the assistance of P. W. Ball and A. O. Chater. Cambridge. At the University Press. 464 pp. (29 cm, 2 col.)+V maps.

2. Библиографическая справка об определителях В. И. Талиева и С. С. Станкова—В. И. Талиева

Т а л и е в. В. И. (1941). Определитель высших растений европейской части СССР. Изд. 9-е. М., Сельхозгиз, 1941. 646 с. 336 рис. (в тексте). Библ.: с. 15—16.

Первое издание, вышедшее в 1907 г., состояло из двух частей. Все последующие издания выходили в одном томе, без деления на части. 2-е изд. (1912) было переработано и дополнено, также как и 3-е — первое советское издание (1927). 4-е изд. (1928) — стереотипное. В 5-м издании (1929) «. . .сделаны лишь исправления важнейших замеченных недостатков предыдущего издания». 6-е изд. (1930) стереотипное, но в конце тома дополнен список изменений и опечаток. 7-е изд. (1932) — первое посмертное издание (В. И. Талиев скончался в феврале 1932 г.), но которое автор еще сам успел подготовить к печати. В предисловии к книге, датированном 20 января 1931 г., В. И. Талиев писал: «Чрезвычайный спрос на „Определитель“, свидетельствующий о бурном росте в СССР потребителя специальной книги, заставляет повторно прибегать к стереотипным изданиям. Это делало невозможными какие-либо существенные изменения и исправления. В 7-м издании я постарался ввести в текст все выявившиеся необходимые исправления, используя как литературные данные, так и указания отдельных лиц». 8-е (1935) и напечатанное с матриц последнее 9-е изд. (1941) — стереотипные.

Кроме этих 9 изданий на русском языке, существует перевод книги Талиева на украинский язык.

Т а л і є в В. І. (1933). Визначник вищих рослин Европейської частини СРСР. Пер. з рос. під ред. В. С. Вовчанецького. Київ—Харьків. Держсільгоспвидав. 734, (2) с. С 336 рис. (в тексте).

С т а н к о в С. С.—В. И. Т а л и е в. (1949). Определитель высших растений европейской части СССР. Перераб. и доп. изд. книги В. И. Талиева «Определитель высших растений европейской части СССР». М., «Сов. наука». 1151 с. 622 рис. (в тексте). Библ., с. 20—21 (64 назв.).

С т а н к о в С. С.—В. И. Т а л и е в. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. Изд. 2-е, испр. и доп. М., «Сов. наука». 741 с. (27 см, в 2 столбца). 645 рис. (в тексте). Библ., с. 14—15 (свыше 130 назв.).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 X 1967).

[1] В 1911 г. вышло приложение к определителю. Оно озаглавлено: Б. А. Ф е д ч е н к о и А. Ф. Ф л е р о в. Флора Европейской России. Приложение: Как определять растения. СПб. Изд. Девриена. 14 стр. В предисловии («От издателя») указано, что приложение составлено Б. А. Федченко. Помимо основного раздела «Как определять растения», оно содержит еще 2 раздела: «Главнейшие сокращения и условные знаки», «Перечень авторов» (с указанием сокращений).

SUMMARY

This paper opens with a concise description of the collection of keys for the identification of plants indigenous to the European part of the pre-revolutionary Russia, the only manual of this kind published before the October Revolution (1908—1910). Its authors were B. A. Fedchenko and A. F. Fliorov. Next a general characterization is given for the «Collection of keys for the identification of plants indigenous to the European part of the USSR» by V. I. Taliyev published and repeatedly re-edited after the Revolution. The Collection of keys by S. S. Stankov and V. I. Taliyev published in 1949 and reedited in 1957 is reviewed in much greater detail. It comprises 5090 wild species belonging to 984 genera and 134 families and a complete list of families encountered in the European part of the U. S. S. R., including the data on the number of genera and species belonging to each of these families. An ample information is given about the most important families and genera.

A special part of this article is devoted to the comparison of the flora indigenou- to the European part of the U. S. S. R. with the flora of Europe on the whole.

The paper is concluded by a bibliography containing 26 entries.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 300.552 : 582.26 (73/79)

Ruth Patrick, Charles W. Reimer. The diatoms of the United States. (Exclusive of Alaska and Hawai). Vol. 1. *Fragilariaceae, Eunotiaceae, Achnanthaceae, Naviculaceae.* Monogr. Acad. Natur. Sci. Philadelphia, № 13. Philadelphia, 1966, 688 pp., 64 plates. **Рут Патрик, Чарльз В. Реймер.** Диатомовые Соединенных Штатов (исключая Аляску и Гавайи).

A. I. PROSHKINA-LAVRENKO. RUTH PATRIK, CHARLES W. REIMER. THE DIATOMS OF THE UNITED STATES. EXCLUSIVE OF ALASKA AND HAWAI. VOL. I. *FRAGILARIACEAE, EUNOTIACEAE, ACHNANTHACEAE, NAVICULACEAE.* 1966

Рассматриваемая нами фундаментальная монография посвящена систематике пресноводных диатомовых водорослей Соединенных Штатов.

Систематическая часть монографии предваряется пространным введением (стр. 1—98), состоящим из разделов: морфология, физиология, воспроизведение, распределение, сообщества, классификация, методика и техника.

Наибольший интерес представляют разделы о воспроизведении и распространения диатомовых водорослей, они и наиболее полные. Морфология диатомовых водорослей, строение панциря и структура створок изложены недостаточно подробно, а раздел о сообществах диатомовых дает весьма слабое представление о таковых. Все разделы написаны сжато, на современном уровне знаний о диатомовых водорослях, к каждому из разделов дана библиография (9 списков объемом от одной до 7 страниц).

Особенно много места авторы уделяют классификационным системам диатомовых водорослей и принципам их построения. Они приводят все основные системы (Pfitzer, 1871 г.; Smith, 1872 г.; Petit, 1877 г.; Schütt, 1896 г.; Mereschkowsky, 1903 г.; Østrup, 1910 г.; Karsten, 1928 г.; Heiden a. Kolbe, 1928 г.; Hustedt, 1930 г.; Hendey, 1937, 1964; Silva, 1963 г.), а в конце этого обзора дают свою систему, далеко не полную, потому что ими были приняты во внимание порядки и семейства, включающие только пресноводные диатомовые водоросли.

Авторы рассматривают диатомовые водоросли как особый отдел *Bacillariophyta*, в котором они установили один класс *Bacillariophyceae*. Они не признают классов *Centricae* и *Pennatae*, которые были приняты всеми систематиками с 1896 г. за исключением Хенди (Hendey, 1937, 1964). В этом отношении Патрик и Реймер несомненно правы, если исходить из уровня наших современных знаний о диатомовых водорослях.

Класс *Bacillariophyceae* разделен на 9 порядков: *Fragilariales, Eunotiales, Achnanthales, Naviculales, Bacillariales, Surirellales, Eupodiscales, Rhizosoleniales* и *Biddulphiales*. В опубликованных первых четырех порядках каждый из них имеет по одному семейству: *Fragilariaceae* (11 родов), *Eunotiaceae* (4 рода), *Achnanthaceae* (3 рода) и *Naviculaceae* (17 родов).

В этих семействах авторы насчитывают 35 пресноводных родов, а в сем. *Naviculaceae* среди 17 родов приведено 2 рода, виды которых не обитают в пресных водах (роды *Mastogloia* и *Pleurosigma*). Наименование родов и их положение в системе остались прежними, как их установил Хустедт (Hustedt, 1930), за исключением двух новых родов, описанных Патрик и четырех восстановленных родов, которые были давно введены в синонимику.

Один из вновь описанных родов — *Hannaea* Patrick (стр. 131), с типом вида *Hannaea arcus* (Ehr.) Patrick comb. n. (=*Ceratoneis arcus* [Ehr.] Kützing, 1844). Этот новый род установлен согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры вместо рода *Ceratoneis* Ehr. (1841), описанного по двум видам, которые при дальнейшем уточнении их таксономического положения нашли место в других родах; таким образом, род *Ceratoneis* перестал существовать. Патрик дала новый родовой эпитет в честь из-

вестного американского исследователя ископаемых диатомовых водорослей докт. Hanna.

Второй новый род — *Semiorbis* Patrick (стр. 162), с типом вида *Semiorbis hemicyclus* (Ehr.) Patrick comb. n. (=*Amphicampa hemicyclus* [Ehr.] Karsten, =*Eunotia hemicyclus* [Ehr.] Ralfs.). Патрик описала род *Semiorbis*, выделив его из рода *Amphicampa* Ehr. Она обосновала это следующими соображениями:

«This genus is distinguished from *Amphicampa* the parallel margins of the valve which are without crenulations or undulations. It is distinguished from the genus *Eunotia* by the lack of terminal nodules. In other characteristics it superficialy resembles some species of *Eunotia*» (стр. 162).

Роды *Amphicampa* и *Eunotia* весьма близки, прямой и волнистый край спинной стороны створки наблюдается у видов обоих родов, но обособляют их наличие очень короткого шва на обоих концах створки у рода *Eunotia* и полное отсутствие такового у рода *Amphicampa*. На основании этого существенного признака род *Amphicampa* включается в порядок *Araphinales*, а *Eunotia* — в *Raphinales*.

Однако у *Amphicampa hemicyclus* (Ehr.) Karsten шов имеется. Это было впервые установлено А. И. Прошкиной-Лавренко (1953 : 60—62, рис. 3, *а, б, в*) и при этом было указано, что этот вид относится к роду *Eunotia* — *E. hemicyclus* (Ehr.) Ralfs. Этот факт и выводы были подтверждены Кольбе (Kolbe, 1956 : 96—97, Fig. 12—15). Работа Кольбе была известна Патрик, она признала, что шов у этого вида имеется, по «he states it is very difficult to see in valve vieu. Certainly most workers have not seen it. If Kolbe (1956) ist correct, this genus should be regarded as belonging to the *Eunotiales*». (стр. 162). Этот вид остался неизвестным Патрик. Она в диагнозе не могла указать форму колоний, сообщив, что они не типично нитевидные. Колонии этого вида детально описаны и изображены на рисунках и микрофотографиях В. К. Черновым (1938 : 44, рис. 1, *1—6*) и Кольбе (Kolbe u. Silfversparre, 1950 : 91, Fig. 1, *а, б*). Следует признать, что установление нового рода *Semiorbis* Patrick по типу вида *Amphicampa hemicyclus* Ehr. является ошибочным.

Авторы узаконили 4 рода, давно введенные в синонимику: *Desmogonium* Ehr. (стр. 221), *Frickia* Heid. (стр. 311), *Capartogramma* Kuff. (стр. 372) и *Oestrupia* (стр. 576). Род *Desmogonium* Ehr. (1848) [1] был введен в синонимику рода *Eunotia* Ehr. (1837) на том основании, что панцирь видов *Desmogonium* отличается от *Eunotia* только наличием мельчайших зубчиков по краю створки; этот признак нельзя считать родовым, он может служить признаком разновидности или вида и поэтому не было оснований для восстановления этого рода. Самостоятельность рода *Capartogramma* Kuff. (1956) убедительно доказал Росс (Ross, 1963) с помощью электронного микроскопа, показавшего наличие ставроса у *Capartogramma crucicula* (Grun. ex Cl.) Ross. Остальные два рода: *Oestrupia* Heid. (1935) и *Frickia* Heid. (1906) были выделены на основании их изображений в атласе Шмидта (Schmidt, 1874—1962). Род *Oestrupia* с единственным очень редким интересным видом *Oe. powellii* (Lewis) Heid., по-видимому, является самостоятельным родом. Род *Frickia*, выделенный из рода *Frustulia* по виду *F. levisiana* Grew., по нашему мнению, восстановлен преждевременно, он требует основательной систематической ревизии.

Наиболее крупные роды в классификации авторов разделены на подроды. Род *Navicula* разделен на 18 подродов, соответствующих секциям Хустедта и других систематиков, с некоторыми особенностями по объему и в наименованиях. Род *Pinnularia* разделен на 7 подродов, целиком соответствующих секциям Хустедта.

Для определения таксонов всех категорий (кроме семейств) приведены ключи, построенные по дихотомическому типу, в них теза и антитеза обозначены одной и той же цифрой.

Порядок оформления видов и разновидностей следующий. За наименованием вида и основных его синонимов, которыми именовались эти виды в литературе США, приводится их краткий диагноз, указываются основные отличительные от ближайшего вида признаки, дается тип вида или лектотип, для большинства указан тип местонахождения (locality), распространение в США и краткое указание на характер воды, в которой они обитают.

Распространение указывается по районам административного деления США, при этом восточная половина США разделена авторами на 9 районов, включающих по нескольку штатов, а западная половина осталась не разделенной на районы.

Почти все виды иллюстрированы превосходными графическими рисунками с указанием коллекций или авторов, у которых они были позаимствованы.

В конце каждого рода приводятся два дополнительных списка видов данного рода. В одном списке перечислены виды, указанные в литературе для США, но которые не могли быть проверены авторами по коллекциям, а во втором списке перечислены виды, найденные в США после 1961 г., когда рукопись уже была закончена. В этих списках при виде указано только имя исследователя, нашедшего вид, без ссылки на литературный источник и местонахождение. Следует пожалеть, что флора диатомовых водорослей США таким образом оказалась сильно обедненной, так как количество видов, не вошедших в систематическую часть, очень велико. Так, например, род *Navicula* в таксономической части монографии имеет 175 видов и разновидностей, а в дополнительном списке их 158, соответственно для родов *Pinnularia* — 80 и 50, *Fragilaria* — 27 и 23 и пр.

[1] Указания на первоисточники приведенных родов см. у Миллса (Mills, 1933—1934).

В первый том монографии вошло 654 вида и разновидности, среди них описано 14 новых видов и произведено 45 новых комбинаций.

В первый том вошли порядки: *Fragilariales*, *Eunotiales*, *Achnanthales* и часть порядка *Naviculales*, остальные 5 порядков с окончанием порядка *Naviculales* будут опубликованы во втором томе.

Монография Патрик и Реймер является прекрасным образцом таксономической сводки пресноводных диатомовых водорослей, составленной согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры. Материал глубоко продуман, кратко, но исчерпывающе изложен. Полиграфическое оформление этого издания превосходное. Альгологи, гидробиологи и палеоальгологи ожидают скорейшего появления второго тома этой ценной монографии.

Литература

Прошкина-Лавренко А. И. (1953). Новые и недостаточно изученные диатомовые водоросли СССР. 1. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, X. — Чернов В. К. (1938). Новые и редкие водоросли из водоемов Северной Карелии. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, IV, 10—12. — Hendey N. I. (1937). The plankton diatoms of the southern seas. «Discovery» Report, 16. — Hendey N. I. (1964). An introductory account of the smaller algae of British Costal Waters. Part V. *Bacillariophyceae* (Diatoms). Ministry of Agricult. Fish and food, Fishery investigation, ser. IV. — Hustedt F. (1930). *Bacillariophyta.* Die Süsswasser-Flora Mitteleuropas, 10. — Kolbe R. W. (1956). Zur Phylogenie des Raphe-Organs der Diatomeen: *Eunotia (Amphicampa) eruca* Ehr. Bot. Notiser, 109, 1. — Kolbe R. W. u. A. W. Silfversparre. (1950). Über ein Massenvorkommen und weidere rezente Standorte der Kieselalge *Tabellaria binalis* (Ehr.) Grun. in Schweden. Sv. Bot. Tidskr., 44. — Mills F. W. (1933—1934). An index to the genera and species of the *Diatomaceae* and their synonyms 1816—1932. 3 vol., 21 parts. — Ross R. (1963). The diatom genus *Capartogramma* and the identity of *Schizostauron*. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., 3, 2. — Schmidt A. (1874—1962). Atlas der Diatomaceenkunde. H. 1—120.

А. И. Прошкина-Лавренко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 V 1967).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581+581.143.6+581.9

ПЕТР МИХАЙЛОВИЧ ЖУКОВСКИЙ

(К 80-летию со дня рождения)

N. A. MAYSURIAN. PETR MIKHAILOVICH ZHUKOVSKY.
(FOR HIS 80TH BIRTHDAY)

В январе 1968 г. советская научная общественность отметила 80-летие со дня рождения выдающегося советского ученого-биолога Петра Михайловича Жуковского.

Петр Михайлович родился 23 января 1888 г. в г. Кишиневе в многодетной семье чиновника и был самым младшим из детей. По окончании гимназии он поступил в Одесский (Новороссийский) университет и окончил его в 1911 г.

Уже за период пребывания на физико-математическом факультете университета П. М. проявил большой интерес к вопросам биологии и привлек к себе внимание проф. Г. И. Танфильева, ставшего его первым и любимым наставником и учителем. Будучи еще молодым научным работником, П. М. Жуковский принял в 1913 г. участие в качестве ботаника в геологический экспедиции Д. И. Мушкетова в Среднюю Азию.



С 1915 г. П. М. начинает работу в Тифлисском ботаническом саду заведующим станцией испытания семян, а позднее назначается директором этого сада. В период пребывания в Тифлисе он ведет и педагогическую работу на с.-х. факультете Тифлисского политехнического института, где в 1923 г. избирается профессором кафедры частного земледелия. На Кавказе им начата большая работа по изучению культурной и сорной флоры Грузии и на основании экспедиционных и стационарных исследований опубликован ряд оригинальных работ. С этого периода возникли научные связи П. М. с Н. И. Вавиловым, которого он впоследствии считал своим вторым учителем.

В 1925 г. Петр Михайлович был приглашен Вавиловым на работу во Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур (ныне ВИР), где он организовал первый в СССР Гербарий культурных растений и участвовал в работе отдела интродукции. В том же году П. М. отправился в трудную экспедицию для исследования растительных ресурсов Малой Азии (Турции), северной Сирии, северной Мессопотамии и о. Родоса. В течение 1925—1927 гг. он верхом на лошади и на повозках преодолел около 12 тыс. км, собрал свыше 10 000 образцов семян культурных растений и их сородичей, открыл ряд новых видов и более 200 разновидностей. Практически это привело к выделению многих ценных для селекции форм (засухоустойчивые ячмени и византийские овсы, ценные твердые пшеницы, различные типы нута, гороха, тарелочной чечевицы и озимых льнов, превосходные эндемичные дыни кассабы и канталупы, высокоморфийные маки и пр.). В течение 1928—1933 гг. собранный материал всесторонне изучался в отделах Института. Для ознакомления с малоазиатскими гербариями Петр Михайлович работал в 1928 г. в Берлинском ботаническом саду, а затем в Вене (Naturhistorische Hoffmuseum) под руководством Рихарда Веттштейна и в Париже у проф. Огюста Шевалье (Musée d'Histoire Naturelle). В результате этой большой работы был опубликован капитальный труд «Земледельческая Турция» с обширным резюме на французском

языке («La Turquie Agricole»). Петру Михайловичу принадлежит почти половина этого труда; другая половина написана его соавторами — сотрудниками ВИРа.

После возвращения из этой экспедиции П. М. Жуковский приступил к опубликованию серии работ по систематике и географии культурных растений и их сородичей. Им были описаны новые виды и разновидности пшеницы (*Triticum timopheevi*, *T. persicum*) и ржи (*Secale ancestrale*), дана первая сводка по систематике рода *Lupinus* и др. Как результат изучения обширных оригинальных ботанических сборов Н. И. Вавилова и самого П. М. в Средиземноморье, Малой Азии, на Кавказе и в Средней Азии, в 1929 г. им была опубликована большая первая критико-систематическая монография рода *Aegilops*. Еще тогда П. М. высказал убеждение, что вид *Aegilops speltoides* принимал участие в происхождении пшениц. Ныне известно, что он послужил источником генома *B* в тетраплоидных пшеницах. Вид *Triticum timopheevi* оказался мировым уникумом в отношении иммунитета к видам ржавчины, головни и к мучнистой росе, используемым в селекции многих стран. Уникумом оказался также и описанный П. М. безостый шестирядный ячмень — var. *dundar*, собранный им в Киликии.

В 1934 г. П. М. Жуковский был избран заведующим кафедрой ботаники Московской сельскохозяйственной академии имени К. А. Тимирязева. Курс общей ботаники он читал из года в год на трех основных факультетах, стремясь в течение 18 лет хранить и развивать лучшие традиции этой кафедры. За годы пребывания на кафедре П. М. опубликовал последовательно три издания курса «Ботаники», обширный труд «Культурные растения и их сородичи» и значительное количество отдельных экспериментальных исследований. Особенно интересовали его проблемы гибридизации, полиплоидии и иммунитета растений. Здесь были синтетически получены аллополиплоидная 56-хромосомная пшеница *T. fungicidum* и новый гексаплоидный род *Haynatricum*. В результате работ с пшеницами самые иммунные виды оказались связанными с именем П. М. Жуковского, это — *T. timopheevi*, *T. fungicidum*, *T. persicum*, *Haynatricum*, а в последнее время новый вид *T. zhukovskii*, найденный и описанный В. Л. Менабде. Из двух путешествий по странам Латинской Америки и Италии П. М. привез несколько ценных по иммунитету пшениц из Аргентины (особенно сорт 'Magnif'), Чили и Перу.

Под руководством П. М. его учениками были проведены также работы в области эволюционного морфогенеза. Итоги этих работ доложены П. М. на II Всесоюзном делегатском съезде ботаников в мае 1957 г.

В настоящее время П. М. Жуковский оформил в основных чертах теорию естественного генотипического иммунитета как теорию сопряженной эволюции растения-хозяина и растения-паразита на их совместной родине. Эта теория представляет дальнейшее развитие теории физиологического иммунитета, созданной Н. И. Вавиловым.

Разнообразные научные интересы позволили П. М. подготовить к научной деятельности большую группу молодых ботаников — специалистов в различных отделах этой дисциплины.

В 1951 г. П. М. Жуковский был назначен директором Всесоюзного института растениеводства (ВИР) в Ленинграде. Это повлекло за собой серию работ по происхождению культурных растений, интродукции растений и использованию их в селекции, иммунитету растений и др. В ВИРе П. М. провел большую организационную работу. Он осуществил дальнейшее развитие научных связей Института с близкими по специальности зарубежными институтами и крупными учеными, благодаря чему была намного увеличена мировая коллекция семян ВИРа. Был возобновлен регулярный выпуск «Трудов» ВИРа и основан новый журнал «Бюллетень ВИРа», вышел в свет ряд монографий.

В этот период своей научной деятельности П. М. Жуковский совершил ряд новых поездок в зарубежные страны и посетил ГДР, Францию, Англию, Италию, (в частности, Сицилию, Корсику), Аргентину, Чили, Перу и Мексику. Поездки сопровождались доставкой в мировую коллекцию ВИРа огромного количества растительных образцов. Коллекция клубненосных видов картофеля по существу была обновлена новым материалом, добытым на местах их произрастания в странах Латинской Америки.

На VIII Международном ботаническом конгрессе в Париже (1954 г.) П. М. Жуковский вместе с акад. В. Н. Сукачевым и А. Л. Курсановым был избран почетным председателем конгресса. Всем троим были вручены почетные медали, посвященные 100-летию Ботанического общества Франции.

В Ленинградском университете П. М. Жуковский ежегодно читает специальный курс «Происхождение культурных растений». Им опубликовано более 100 работ, некоторые из них на немецком, французском, итальянском и испанском языках. Часть их переведена на языки стран народной демократии.

П. М. Жуковскому еще в годы его научной и педагогической деятельности в вузах были присвоены ученая степень доктора биологических и сельскохозяйственных наук и ученое звание профессора. В 1935 г. он был утвержден в звании действительного члена ВАСХНИЛ, а в 1954 г. избран членом-корреспондентом Германской академии сельскохозяйственных наук (ГДР). За научные труды, в частности за созданный им учебник по курсу ботаники, ему была присуждена Государственная премия. Заслуги П. М. Жуковского в развитии отечественной биологической и сельскохозяйственной науки высоко оценены советским правительством. Он награжден тремя орденами Ленина, орденами Трудового Красного Знамени, Красной Звезды, орденом «Знак почета» и медалями.

П. М. Жуковский — яркий представитель советской биологической науки. Его многочисленные труды широко известны не только в Советском Союзе, но и в зарубежных странах. П. М. Жуковский продолжил разработку идей Н. И. Вавилова и своими трудами внес крупный вклад в дальнейшее развитие его основных концепций. В 1968 г.

Академия наук СССР удостоила П. М. Жуковского премии им. Н. И. Вавилова. Будучи человеком широкой эрудиции и необычайной трудоспособности, П. М. всегда создавал вокруг себя группы молодых исследователей, работавших по осуществлению выдвинутых им идей. Это дало ему возможность создать большую школу биологов, ботаников и растениеводов, многие из которых стали в настоящее время видными учеными нашей страны.

П. М. Жуковский обладает необычайным даром лектора и докладчика. Его блистательные лекции и изумительные по форме научные доклады, всегда содержательные и излагаемые красивым и образным языком, привлекают обширную аудиторию. Несмотря на свой солидный возраст П. М. неутомимо продолжает большую и творческую научную и научно-общественную работу. Три года тому назад, в 1964 г., им подготовлено и опубликовано существенно переработанное четвертое издание учебника «Ботаника» и в том же году выпущено в свет второе, расширенное издание его капитального труда — уникальной монографии «Культурные растения и их сородичи», переведенной и изданной за рубежом. П. М. является главным редактором журнала «Генетика», в котором освещаются актуальные теоретические вопросы современной биологии.

Петр Михайлович пользуется большой любовью и симпатией широких кругов советской общественности, единодушно желающей ему сохранить на долгие годы силы и здоровье для продолжения плодотворной и высокоценной научной деятельности.

СПИСОК ПЕЧАТНЫХ РАБОТ П. М. ЖУКОВСКОГО[1]

1948

Систематика и география культурных растений на предстоящем IV Всесоюзном ботаническом съезде. Бот. журн., т. 33, № 2, стр. 289—291.

1949

Ботаника. 3-е издание, переработанное и дополненное. Советская наука, М., 552 стр. с иллюстр. Переведено на болгарский, польский, румынский и армянский языки.

Видовой состав и новый вид пшеницы. Доклады Академии наук СССР, Новая серия, т. 69, № 2, стр. 261—263.

Внепластидные каротиноиды и спорогенез. Доклады Академии наук СССР, Новая серия, т. 64, № 1, стр. 141—144. (Совместно с Ж. Медведевым).

Связь генеративных функций растений с каротиноидами. Доклады Академии наук СССР, т. 66, № 5, стр. 965—967. (Совместно с Ж. Медведевым).

1950

Культурные растения и их сородичи. (Систематика, география, экология, использование, происхождение). «Советская наука», М., 595 стр. (Монография).

1954

Происхождение культурных растений. Бюллетень прессбюро, № 5, стр. 1—6.

Растительные ресурсы земного шара, использование их в селекции и растениеводстве СССР. В кн.: Тезисы докладов советской делегации на VIII Международном ботаническом конгрессе. Изд. Акад. наук СССР, М., стр. 29—34.

Les Ressources végétales du globes, leur utilization en vue de la seléction et d'amelioration des plantes en URSS. Journal d'agriculture tropicale et de botanique appliquée, t. 1, № 79 pp. 257—280. (Доклад на VIII Международном конгрессе ботаников в Париже).

L'istrutione agraria nell URSS. Доклад на международном конгрессе во Флоренции в честь 200-летия Academia Agraria dei Georgofili. (На итальянском языке).

1955

Проблема иммунитета возделываемых растений к болезням. В кн.: Проблемы ботаники, вып. 2, Изд. АН СССР, М.—Л., стр. 206—222.

Los recursos vegetales del globo terrestre y su aprovechamiento en la selection y el cultivo de plantas. Cuadernos de Agrobiologia, № 1, 1—20 (Buenos Aires). (На испанском языке).

1956

Об отечественных и пришлых зарубежных культурных растениях в СССР. В кн. Материалы по истории земледелия СССР. Сборник 2. Изд. АН СССР, М.—Л., стр. 5—15

Значение мировых коллекций Всесоюзного института растениеводства в общих и частных проблемах селекции. Бот. журн., т. 41, № 2, стр. 161—171.

Испытание в условиях Аргентины экологических типов различных видов пшеницы на устойчивость к физиологическим расам бурой и стеблевой ржавчины при искусственном заражении ими. Бюлл. Всесоюзн. инст. растениеводства, № 2, стр. 23—29. (Совместно с Х. Валлега).

Поездка в Аргентину. Бюлл. Всесоюзн. инст. растениеводства, № 1, стр. 31—35.

Проблема селекции культурных растений на устойчивость к заболеваниям. В кн.: Иммунитет растений к заболеваниям и вредителям. Сельхозгиз, М., стр. 6—9.

Происхождение культурных растений. М., Изд. «Знание», 48 стр. (Всесоюзн. общ. по распростр. полит. и научных знаний).

Die Entstehung der Kulturpflanzen. «Sitzugsberichte» Band 5, Heft 23, стр. 1—33. (На немецком языке).

1957

Г. И. Танфильев о географии и истории культурных растений. Бот. журн., т. 42, № 9, стр. 1354—1360.

Заметки по использованию в селекции гетерозиса и полиплоидии. Бюлл. Всесоюзн. инст. растениеводства, № 3, стр. 43—48.

Мировые растительные ресурсы на службе советской селекции. М., Сельхозгиз, 16 стр. (Всесоюзн. Акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина. Материалы сессии, посвящ. 40-летию Великой Октябрьской соц. революции).

Памяти Н. И. Вавилова (К 70-летию со дня рождения). Бюлл. Всесоюзн. инст. растениеводства, № 4, стр. 3—5.

Предисловие к русскому изданию. В кн.: Спрэг. Кукуруза и ее улучшение. М., Изд. иностранной литературы, стр. 1—4.

Синтез культурных типов 42-хромосомных пшениц, устойчивых к болезням. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., т. 30, вып. 3, 271—277. (Совместно с Н. А. Родионовой).

Современное состояние проблемы происхождения культурных растений. Бот. журн., т. 42, № 11, стр. 1596—1614.

Современное состояние проблемы происхождения культурных растений. Тезисы докладов (Всесоюзн. бот. общ., Делегатский съезд), вып. 6, стр. 17—23.

Ресурсы эволюционного морфогенеза двудольных растений. Тезисы докладов (Всесоюзн. бот. общ., Делегатский съезд), вып. 1, стр. 14—16.

Die Bedeutung der Weltsammlungen des Allunions instituts für Pflanzenbau bei allgemeinen und speziellen Problemen der Züchtung. Naturwissenchaftliche Beiträge, № 1, стр. 282—293. (На немецком языке).

1958

Творческий путь Николая Ивановича Вавилова. (К 70-летию со дня рождения). Бот. журн., т. 43, № 6, стр. 905—911.

Триплоидный арбуз. Бюлл. Всесоюзн. инст. растениеводства, № 4, стр. 51—53.

1959

По центрам происхождения культурных растений Латинской Америки. 1 часть. Бот. журн., т. 44, № 2, стр. 262—272.

По центрам происхождения культурных растений Латинской Америки. 2 часть. Бот. журн., т. 44, № 5, стр. 722—737.

Проблемы фитофторы картофеля. Бюлл. Всесоюзн. инст. растениеводства, № 6.

Взаимоотношения между хозяином и грибным паразитом на родине и вне ее. Вестник с.-х. науки, № 6, стр. 25—35.

Гетерозис сельскохозяйственных растений. Вестник с.-х. науки, № 8, стр. 9—19.

Великая миссия диких видов растений в гибридизации с культурными. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, серия VI, вып. 7.

Ботанико-географические и генетические закономерности иммунитета к болезням и использование их в селекции. Доклады III Всесоюзного совещания по иммунитету растений к болезням и вредителям. Кишинев.

1960

Использование мировой коллекции ВИР в создании высококачественных раннеспелых сортов яровой пшеницы для районов целинных и залежных земель. Материалы объединенной сессии ВАСХНИЛ и Казахской Академии с.-х. наук, М.

Использование отечественных растительных ресурсов для селекции плодовых культур. Сб.: Селекция плодовых и ягодных культур на ежегодную урожайность и зимостойкость. Изд. ВАСХНИЛ, М., стр. 5—18.

Селекция на устойчивость сортов культурных растений к болезням. Вестник сельскохозяйственной науки, № 12, стр. 23—35.

1961

Ameliorarea in directia rezistentei la boli a şoiurilor de plante de cultura. Analele Romino-Sovietice, № 3. (На румынском языке).

Grundlagen der Introduction der Pflanzen auf Resistenz gegen Krankheiten. Der Züchter, 31 Band, Heft 5. (На немецком языке).

1962

Новые методы селекции. Природа, № 5.

Genetische Grundlagen der Entstehung der Kulturpflanzen. «Die Kulturpflanze», Beiheft 1, Rudolf Mansfrld zum Gedächtnis.

[1] Более ранние работы П. М. Жуковского приведены в словаре С. Ю. Липшица «Русские ботаники» (т. 2).

Cultivated Plants and their Wild Relatives. Abridged translation by P. S. Hudson. Commonwealth Bureau of Plant Breeding and Genetics, Cambridge, стр. 1—107. (На английском языке).

1963

Эволюция культурных растений на основе полиплоидии. Бюлл. Московского общества испытателей природы, отдел биологический, № 4.

1964

Ботаника (для с.-х. вузов и университетов), 4-е изд., переработанное и дополненное, 667 стр. Изд. «Высшая школа», М.

Культурные растения и их сородичи. (Систематика, география, цитогенетика и происхождение), 2-е изд., сильно расширенное и переработанное, 780 стр. Изд. «Колос», Л.

Новые горизонты в селекции пшеницы. Бот. журн., т. 49, 4.

1965

Main Achievenments in the USSR on the Problem of Cultivated Plants Origin and the Gene Centre Theories as Regard Plant Breeding. «Tenth International botanical congress abstracts of papers». Edinburgh. «Euphytica», pp. 177—188. (На английском языке).

Пути эволюции культурных растений на основе генетических и ботанических закономерностей. Генетика, № 1, стр. 41—49.

Использование ботанических закономерностей в новых методах селекции растений. Проблемы современной ботаники, т. II, стр. 215—222.

Генетические основы происхождения физиологических рас грибного паразита и поиски устойчивого генотипа растения-хозяина. Генетика, № 6, стр. 137—148.

1966

Некоторые аспекты генетики и селекции растений. Генетика, № 10, стр. 25—35.

Н. И. Вавилов — основатель ботанико-географических исследований и мировой коллекции возделываемых растений. «Вопросы географии культурных растений», Изд. АН СССР, стр. 9—14.

Теория физиологического иммунитета Н. И. Вавилова и ее современное развитие. «Вопросы географии культурных растений», Изд. АН СССР, стр. 32—35.

1967

Гетерозис растений и филогенетическая стерильность как эволюционные явления в природе. Генетика, № 5, стр. 33—44.

Мутагенез у озимого ячменя под воздействием этилметансульфоната. (Совместно с А. Я. Трофимовской). Генетика, № 4, стр. 13—28.

Ботанико-географические и генетические основы селекции хлебных злаков на качество зерна. В сб.: Приемы и методы повышения качества зерновых колосовых культур. Изд. ВАСХНИЛ, М., 14 стр.

Вступительная статья к сборнику «Классики советской генетики». Изд. «Наука», 50 печ. лист., под ред. П. М. Жуковского.

Вступительная статья к избр. трудам Н. И. Вавилова в серии «Классики науки». Изд. «Наука».

Природа и объем вида у культурных растений. Бот. журн., т. 52, № 10.

Некоторые полувековые итоги советских исследований генцентров и закономерностей эволюции культурных растений как основы создания исходного материала для селекции. Генетика, Изд. АН СССР, № 10, стр. 56—74.

1968

Новые очаги происхождения и генцентры культурных растений и узкоэндемичные микроцентры родственных видов. Бот. журн., т. 53, № 4.

КНИГИ, ИЗДАННЫЕ ПОД РЕДАКЦИЕЙ П. М. ЖУКОВСКОГО

1. Бобы, вики и люцерны Турции (сб. статей). 1932, ВАСХНИЛ. Л., Институт растениеводства НКЗ СССР, 52 стр. с иллюстр.
2. Иванов А. П. Зерновые культуры (пшеница, рожь, ячмень, овес). 1954. (Сб. статей). Сельхозгиз, М.—Л., 388 стр.
3. Иванов Н. Р. Зерновые бобовые культуры (горох, чечевица, фасоль, соя, нут, чина, русские бобы, вигна). 1959. (Сб. статей), Сельхозгиз, М., 350 стр.
4. Коновалов В. С., Хайкин И. А. и Лужецкий А. Н. Далматская ромашка. (Культура и применение). 1941. М., Сельхозгиз, 96 стр.
5. Кормовые культуры. (Сб. статей), 1953. Л., Сельхозгиз, 223 стр. с иллюстр.
6. Кукуруза и ее улучшение. 1957. Перевод с английского. Общая редакция и предисловие П. М. Жуковского. Изд. иностранной литературы, Л., 557 стр. с иллюстр.
7. Малюгин Е. А. Крупяные культуры (просо, гречиха, рис, чумиза). 1953. (Сб. статей). Сельхозгиз, М.—Л., 194 стр.

8. Материалы по истории земледелия СССР. 1956. Сб. 2. К истории отдельных культурных растений СССР. М.—Л., 78 стр. с иллюстр. (АН СССР, Институт истории, Академия с.-х. наук им. В. И. Ленина, Всесоюзный институт растениеводства).
9. Овощные культуры. 1957. (Сб. статей). Сельхозгиз, М.—Л.. 272 стр. с иллюстр. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., т. 31, вып. 2).
10. Овощные растения Турции. 1932. (Сб. статей). ВАСХНИЛ, Л., Институт растениеводства НКЗ СССР, 140 стр. с иллюстр.
11. Памяти И. В. Мичурина. 1957. (Сб. статей). Сельхозгиз, М.—Л., 288 стр. с иллюстр. (ВАСХНИЛ, Всесоюзный институт растениеводства). Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., т. 30, вып. 3.
12. Плодоводство Дальневосточного края. 1937. Сборник работ дальневосточных краеведов, посвященный памяти И. В. Мичурина. Изд. Всес. акад. с. х. им. В. И. Ленина, М., 124 стр.
13. Проблемы ботаники. 1955. (Сб. статей), вып. 2 (с.-х. культуры). Изд. АН СССР, М. Л., 876 стр. с иллюстр.
14. Пшеница в СССР. 1957. Сельхозгиз, М—Л., 632 стр. с иллюстр. Библиогр.: стр. 611—616.
15. Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. 1954. т. 6, Сельхозгиз, М.—Л., 355 стр.
16. Субтропические культуры. 1955. (Сб. статей). Сельхозгиз, Л., 172 стр. с иллюстр. (Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. т. 32, вып. 1).
17. Хлебные злаки Турции. 1932. (Сб. статей). ВАСХНИЛ, Л., Институт растениеводства НКЗ СССР, 153 стр. с иллюстр.
18. Культурная флора СССР. Овощные растения сем. *Solanaceae*, 1958, т. 20.
19. Полиплоидия и селекция. Труды совещания 14—18 января. АН СССР. 1965. (Совместно с А. С. Трошиным). 320 стр.
20. Сборник «Классики советской генетики». 1967. 50 печатных листов. Изд. «Наука», Л.

ЗАРУБЕЖНЫЕ РЕЦЕНЗИИ НА КНИГИ П. М. ЖУКОВСКОГО

1. Американский журнал «Economic Botany», vol. 20, № 1, 1966. Большая рецензия Г. Брижицкого (Dr. G. Brizicky, Harvard University) на книгу «Культурные растения и их сородичи».
2. Германский журнал «Zeitschriff für Pflanzenzüchtung», Bd. 56, H. 4, 1966 г. Рецензия X. Лемана (Dr. Chr. Lehmann).
3. Германский журнал «Der Züchter», 1965 г. Рецензия И. Гребенщикова (Dr. I. Grebenchikov).
4. Журнал «Der Züchter», 1965 г. Рецензия И. Гребенщикова на кн. «Ботаника», 4-е изд. (1964 г.).

ЛИТЕРАТУРА О П. М. ЖУКОВСКОМ

1. Букасов С. М. Академик Петр Михайлович Жуковский. 1958. (Ботаник. К 70-летию со дня рождения). Селекция и семеноводство № 1, стр. 36—38 с портретом.
2. Выдающийся советский ученый. 1958. (К 70-летию со дня рождения П. М. Жуковского). Сельское хозяйство, 2 февраля.
3. Лауреаты. 1943. Совхозное хозяйство, № 5, стр. 7—11.
4. Немчинов В. и А. Петербургский. Неутомимый исследователь природы. (К присуждению Государственной премии акад. П. М. Жуковскому за открытие новых видов пшеницы и ржи), 1948, 10 апреля, Совхозная газета.
5. «Die Kulturpflanze», Bd. VI. 1958. Сборник научных работ Академии наук Германской Демократической Республики, посвященный П. М. Жуковскому в год его 70-летия, с портретом и посвящением. (На немецком языке).

Н. А. Майсурян.

Всесоюзная Академия сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина, Москва.

(Получено 27 XI 1967).

БОТАНИЧЕСКИЕ УЧРЕЖДЕНИЯ К 50-ЛЕТИЮ СОВЕТСКОГО ГОСУДАРСТВА

УДК 580.006 (478)

Т. С. Гейдеман и А. А. Чеботарь

БОТАНИЧЕСКИЙ САД АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

T. S. HEIDEMANN AND A. A. CHEBOTARJ. THE BOTANIC GARDEN OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE MOLDAVIAN S. S. R.

1 сентября 1950 года — юридическая дата «рождения» Ботанического сада Академии наук Молдавской ССР. До этого времени в течение почти трех лет существовал Сектор ботаники Молдавской научно-исследовательской базы АН СССР, начавший планомерное изучение растительности и флоры Молдавии.

Участок земли для создания Ботанического сада был отведен в натуре осенью 1951 г. Площадь его (76 га) расположена в долине ручья Дурлешты, понижающейся с юга на север, и на прилегающих к ней склонах западной и восточной экспозиции. Одной стороной этот участок выходит на проспект Ленина, главную магистраль г. Кишинева, другой стороной прилегает к Центральному парку культуры и отдыха в районе республиканской выставки достижений народного хозяйства.

В долине преобладают аллювиальные луговые почвы, на склонах — черноземновидные, измененные долголетней культурой плодовых. Естественной растительности на территории Сада и по соседству с ней не сохранилось.

Основными направлениями научно-исследовательской работы с первых дней существования Сада были: 1) интродукция растений различных групп использования (древесные породы, кустарники, цветочно-декоративные, пищевые, кормовые, технические, эфирномасличные и другие растения); 2) изучение растительности, флоры и растительных ресурсов Молдавии; 3) разработка научных основ озеленения городов и сел республики; 4) создание республиканского Ботанического сада на высоком научном и архитектурно-художественном уровне.

В дальнейшем добавились некоторые новые направления в работе Сада: отдаленная гибридизация растений, изучение анатомического и субмикроскопического строения растений и цитолого-генетические исследования.

В настоящее время в структуре Сада шесть лабораторий — 1) интродукции древесных и кустарниковых пород, 2) культурной флоры и интродукции культурных растений, 3) отдаленной гибридизации, 4) флоры и геоботаники, с гербарием, 5) анатомии растений и 6) цитологии, и две творческие группы — интродукции цветочных растений и интродукции технических и эфирномасличных растений. Кроме того, в структуру сада входят две вспомогательные лаборатории: семенная и первичной обработки растительного сырья. В штате Сада 3 доктора и 14 кандидатов биологических и сельскохозяйственных наук.

Генеральный план создания Ботанического сада, в его ботанической части разработанный коллективом научных сотрудников, почти полностью осуществлен в натуре. В растительных фондах коллекций имеется около 6 тысяч видов, форм и сортов растений. Бо́льшая часть интродуцированных растений представлена в постоянных или ежегодно возобновляемых экспозициях отделов Сада, соответствующих приведенной выше структуре.

В связи со спецификой объектов дендрария и отдела декоративного цветоводства экспозиции их проектировались и были созданы в плане единого тематически связанного комплекса садово-парковых и лесопарковых пейзажных посадок, в которых группы древесных пород и кустарников просматриваются на фоне переходящих друг в друга открытых полян с травянистой растительностью лугов или газонов. В экспозициях отдела молдавской флоры сделана попытка воссоздания в миниатюре наиболее интересных фитоценозов, характеризующих природные ландшафты Молдавии. Экспозиции отдела пищевых, кормовых, технических и эфирномасличных растений созданы в виде регулярных плантаций садов, виноградников, ягодников, полей и огородов с рядовыми посадками растений. Таким образом, в планировке отделов и экспозиций Сада сочетаются элементы регулярного и ландшафтного стилей.

Экспозиции сада посещают многочисленные экскурсии; среднее число посетителей за последние годы составляет более 15 тысяч человек за один вегетационный период.

Лаборатория интродукции древесных пород и кустарников (заведующий кандидат биологических наук Б. Г. Холоденко)

Интродукция древесных пород и кустарников в Молдавии имеет значительную давность, в старых парках и садах растут древесные экзоты, часто представленные единственными экземплярами. Инвентаризация дендрологического состава парковых и других насаждений вместе с новыми данными интродукционной лаборатории позволили разработать районированный для Молдавии ассортимент деревьев и кустарников, включающий свыше 250 наименований.

За 15 лет существования дендрария в его питомниках испытывалось более 1000 видов и садовых форм деревьев и кустарников, из них более половины высажено в постоянные экспозиции дендрария. Осуществлялись систематические наблюдения за растениями сада, велось изучение сезонного ритма их развития, реакции на неблагоприятные условия перезимовки, на недостаток или избыток воды, на длительность засушливых периодов, изучалась возрастная изменчивость растений, ставились экспериментальные исследования.

Продолжительный безморозный период благоприятствует интродукции в Молдавию видов южного происхождения. Однако среди субтропических растений, особенно из числа обитателей влажных субтропиков, только некоторые виды переносят морозы, достигающие в отдельные зимы —32°. Интродукция северных растений лимитируется летней засухой и неустойчивой зимой с частыми оттепелями. Различные по своему происхождению и экологии древесные породы весьма разнообразно реагируют на низкие зимние температуры. Неодинаково протекает и весь предшествующий процесс подготовки растений к зиме. При этом обнаруживаются парадоксальные, на первый взгляд, факты. Некоторые интродуцированные виды южного происхождения, обмерзающие в средней полосе европейской части СССР при значительно меньших морозах (гледичия, катальпа, софора японская и др.), не пострадали или почти не пострадали в суровую зиму 1962/63 г. при довольно длительном периоде морозов, достигавших от —30 до —35°. Аналогичное явление отмечается и для таких более южных видов, как например ленкоранская акация *Albizzia julibrissin*. Оно объясняется тем, что в южных пунктах своего расширенного культурой ареала эти растения находят более подходящие условия для вызревания побегов и сопутствующих процессов подготовки к зиме. Такого рода факты говорят о том, что определение морозостойкости растений на основании только температурной отметки теряет смысл вне связи с конкретными условиями произрастания в определенной точке ареала данного вида. При интродукции многочисленных видов приходится встречаться не только с разной степенью, но и с разными типами морозостойкости, обусловленными глубокими анатомо-физиологическими особенностями растений.

Корреляция между морозостойкостью и продолжительностью покоя древесных растений, так же как и ряд географических закономерностей продвижения растений за пределы их естественного ареала, прослеживаются только в пределах близкородственных видов, например в пределах рода (или трибы в полиморфных родах), но не вообще у древесных растений. Недооценкой этого момента и объясняются существующие до сих пор в литературе разногласия по данному вопросу.

Устойчивость древесных растений к засухе определяется в основном особенностями их водного режима, обычно отражающего приспособленность к климатическим условиям в пределах естественного ареала.

Интродукционная работа дендрария обогащает производственные питомники Молдавии новым ценным материалом, декоративными древесными породами и кустарниками, в том числе многочисленными сортами роз, сиреней, чубушников и т. д., а также мало распространенными в республике хвойными породами.

Группа интродукции цветочных растений (заведующий кандидат с.-х. наук Н. Л. Шарова)

Основные задачи группы — привлечение широкого набора видов и сортов цветочных растений, изучение их биологии, экологии и декоративных качеств, разработка приемов их выращивания, размножения и способов применения в цветочных насаждениях.

В питомниках группы цветоводства испытано около 3 тысяч сортов. Установлено, что климатические условия Молдавии благоприятствуют выращиванию большого ассортимента цветочных культур, поэтому здесь возможна организация промышленного цветоводства.

Разработан основной ассортимент цветочных многолетних растений для различных элементов озеленения и передан для внедрения Министерству коммунального

хозяйства МССР. Наилучшие разультаты достигнуты при внедрении флокса многолетнего, тритомы, ясколки, астры кустовой, ириса и других многолетников.

Испытывались разные способы воздействия на цветочные растения в целях повышения их жизнеспособности, продуктивности и декоративности. Установлено, что в Молдавии лучшими сроками посева для размножения однолетних цветочных растений являются подзимний или сверхранний (март). Внесение бактериальных удобрений улучшает облиственность растений и увеличивает энергию их ветвления. Наилучшие результаты дало внесение азотобактерина, фосфоробактерина и силикатобактерина, увеличивалось не только число листьев и ветвей, но также и бутонов. Впервые в Молдавии на цветочных растениях (гладиолус) был поставлен опыт по влиянию внекорневой подкормки растворами минеральных солей; увеличилось число и вес клубнелуковиц и клубнепочек, размеры цветков и т. п.

В результате селекционной работы получены перспективные сеянцы ириса, гладиолуса. флокса многолетнего, грунтовых мелкоцветных хризантем. Выращивание коллекции мелкоцветных хризантем затруднено поздними сроками цветения, вследствие чего у них не происходит завязывания или вызревания семян. Фотопериодическими воздействиями (коротким днем) удалось ускорить развитие растений на 45—70 дней и получить зрелые и всхожие семена, из которых развиваются растения, цветущие и плодоносящие в год посева.

Группа интродукции технических и эфирномасличных растений
(заведующий кандидат биологических наук Б. И. Иванова)

Развитие пищевой и эфирномасличной промышленности в Молдавии требует интродукции новых видов эфирномасличных и ароматических растений. К настоящему времени в коллекции института собрано около 600 видов, форм и сортов, многие из которых имеют большое значение для консервной, винодельческой и ликеро-водочной промышленности.

Выделено 16 новых форм герани розовой с повышенным содержанием эфирного масла, устойчивых к заболеванию непаразитарной корневой гнилью, обычно поражающей многие плантации герани розовой в Молдавии. В течение нескольких лет испытывалась коллекция видов и форм базилика. Выделено восемь видов, обладающих хорошим ароматом и высоким содержанием эфирного масла. Из коллекции мяты выделена мята перечная 'Прилукская 6' и рекомендована для возделывания на низинных участках и в поймах рек. Разработаны приемы уборки урожая, повышающие зимостойкость растений. Исследована биология дикой моркови, в эфирном масле которой обнаружено высокое содержание гераниола, изучена динамика накопления последнего в плодах разной спелости (исследование произвел Г. И. Мещерюк). Выявлена высокая зимостойкость и засухоустойчивость фенхелей обыкновенного и перечного и установлено повышенное содержание в их эфирном масле анетола. Выделены четыре наиболее урожайные сорта черешкового сельдерея, сырье которого передано для внедрения в консервную промышленность. Изучена коллекция пряноароматических растений, пригодных для производства Молдавского вермута, в состав которого включено 22 вида, вновь испытанных с этой целью. Первая промышленная партия вермута, приготовленная с этими ингредиентами, получила высокую оценку, и вино принято к производству. В специальный совхоз передан посадочный материал рекомендуемых растений, заложено 15.3 га плантации.

В результате испытания прядильных растений рекомендованы для внедрения сорта конопли, канатника, кендыря и джута, отличающиеся высоким содержанием и выходом волокна. Изучено новое волокнистое и кормовое растение (В. Г. Нестеренко), дающее высокий урожай волокна, пригодного для подвязывания виноградной лозы, и кормовой массы, богатой белками. Растение испытывается в производственных посевах четырех колхозов Молдавии.

Лаборатория культурной флоры
(заведующий кандидат биологических наук З. В. Янушевич)

Задача лаборатории —, интродукция и внедрение в производство новых видов и сортов пищевых и кормовых растений. Собрана коллекция около 2 тысяч видов и сортов. Для выявления ценных и новых форм используется видовое и внутривидовое разнообразие различных групп культурных растений, привлекаются к селекции или к непосредственному введению в культуру перспективные дикорастущие виды. Среди выделенных для Молдавии растений особый интерес представляют зимующие формы овса и кормового гороха (З. В. Янушевич, Т. А. Купорицкая). Путем индивидуального отбора получены чистые линии — местные сорта, обладающие более высокой зимостойкостью, чем инорайонные сорта и популяции. В настоящее время они испытываются в производственных посевах в колхозах и совхозах. Эти сорта дают высокий выход зеленой массы (от 200 до 350 ц/га, а на поливных участках до 500 ц/га) и отличаются повышенным содержанием белка (у овса до 16% белка на сухой вес, у гороха до 23%). Эти формы отличаются определенной фотопериодической реакцией и не переходят к генеративному развитию на коротком осеннем дне. Занимая поля с середины сентября до 20 мая, они являются дополнительной промежуточной культурой, после уборки которой можно на том же месте выращивать любые теплолюбивые растения.

Доказана перспективность распространения в Молдавии культуры топинамбура (Т. К. Мурзина), из коллекции которого выделено и испытано в производственных условиях несколько урожайных сортов. В результате гибридизации топинамбура с подсолнечником, получены интересные растения, превышающие по урожаю зеленой массы родительские формы.

Проведено исследование по ускоренному введению в культуру местных многолетних дикорастущих кормовых злаков и бобовых (Л. П. Пожарисская). Установлено, что густота и размещение семян при посеве, специфичные для каждого вида, имеют существенное значение для получения дружных всходов и последующего развития растений. Доказана возможность создания высокопродуктивных кормовых угодий из дикорастущих трав в первый год их жизни. Такое использование местных кормовых трав особенно перспективно на сухих склонах, на засоленных почвах и для закрепления эродированных склонов и дорожных откосов.

Среди пищевых растений первостепенное производственное значение имеют виды и сорта томатов, коллекция которых представлена большим разнообразием форм (З. В. Янушевич). Путем селекционного отбора и гибридизации получены новые сорта и формы, отличающиеся хорошим развитием мякоти плода, лежкостью, лучшим химическим составом и отличными вкусовыми качествами. Четыре новые сорта томатов переданы в государственное сортоиспытание. Внедряются в производственные посевы лучшие испытанные сорта спаржи овощной (И. Е. Душинкевич).

Изучаются также коллекции ягодных растений — малины, крыжовника, земляники, смородины; подобраны перспективные для республики сорта черной смородины, рекомендуемые в широкое испытание (П. П. Семенченко).

Лаборатория отдаленной гибридизации
(заведующий академик АН МССР, доктор биологических наук В. А. Рыбин)

В лаборатории экспериментально изучается роль отдаленной гибридизации в возникновении культурных плодовых растений для выяснения возможностей создания новых и ценных форм.

Расшифровка происхождения культурной сливы *Prunus domestica* L. в результате межвидовой гибридизации и ресинтез ее открыла новые перспективы перед селекцией, поскольку ресинтезированные сливы образуют плодовитые гибриды с сортами культурной сливы (В. А. Рыбин). Появилась возможность перестройки генома сортов культурной сливы путем введения в него гомологических геномов 16- и 32-хромосомных дикорастущих и культурных слив, многие из которых — носители ценных признаков (устойчивость к вредителям и болезням, низкой температуре, засухе, высокая урожайность, качество плодов и пр.).

Получены интересные гибриды яблони и айвы, персика и терна, терна и абрикоса (И. С. Руденко). При возвратных скрещиваниях можно расчитывать на нередукцию при макроспорогенезе и возникновение плодовитых сесквидиплоидных гибридов.

Разработаны эффективные методы прививки сортового грецкого ореха (И. Г. Команич) как в закрытом грунте, так и в питомнике. Разрешение проблемы прививочной культуры ценных сортов грецкого ореха имеет значение не только для Молдавии, но и для других районов возделывания этой культуры с близкими климатическими условиями.

Лаборатория флоры и геоботаники
(заведующий доктор биологических наук Т. С. Гейдеман)

В результате ежегодных экспедиций, проведенных во всех районах Молдавии, создан гербарий молдавской флоры (цветковые, папоротникообразные, голосеменные и мхи), насчитывающий около 150 тысяч гербарных образцов, и составлены точечные карты распространения более чем 1400 видов растений на территории республики, что дает возможность уточнить общие ареалы их в юго-западной части СССР.

Изучение растительности Молдавии на первом этапе производилось маршрутным методом (Т. С. Гейдеман, Л. П. Николаева, Л. П. Пожарисская); вторым этапом явилась организация стационарных исследований в основных хозяйственно важных типах растительности — лесном и луговом. Большая часть работ производилась в тесном контакте с работниками Молдавского института почвоведения и агрохимии им. Н. А. Димо, благодаря чему удалось установить ряд закономерностей в распределении и генезисе типов растительности и почв.

На основании обработки многочисленных описаний растительности, почвенно-ботанических профилей, зарисовок, описаний, почвенных разрезов и других материалов опубликован ряд работ и составлены карты растительности (Т. С. Гейдеман, В. Н. Андреев). Разработано геоботаническое районирование МССР (Т. С. Гейдеман).

Проведено типологическое изучение лесов Молдавии (совместно с кафедрой ботаники Харьковского сельскохозяйственного института) и составлена классификация лесов, которая положена в основу лесоустройства лесного фонда Молдавии (1965 г.).

Учитывая запросы лесоустройства и необходимость выяснения закономерностей распространения лесов в связи с почвами и другими лесорастительными условиями, лаборатория приступила к картированию типов леса на территории отдельных лесничеств.

Лимитирующим фактором в формировании и произрастании лесов в Молдавии является недостаток влаги, сухость воздуха и почвы. Водный режим в основном и

определяет лесорастительные условия каждого местообитания и оказывает значительное влияние на флористический состав, структуру и производительность лесных фитоценозов. Поэтому лабораторией было проведено специальное изучение водного режима в фитоценозах двух резко различающихся по экологическим условиям формаций — дуба пушистого в южной Молдавии (К. Р. Витко) и дуба скального в Кодрах (Т. С. Гейдеман, Л. П. Николаева).

Для сохранения и восстановления лесов Молдавии и правильной разработки лесохозяйственных мероприятий большое значение имеет изучение естественного лесовозобновления древесных пород на лесосеках. Наблюдения проводились в трех свежих и двух сухих типах леса (А. И. Вайнштейн), на лесосеках (более 50 лесосек) разных возрастов — от 1 до 15 лет. В тех же опорных пунктах проводились сезонные наблюдения над микроклиматом и влажностью почвы. Данные подсчета самосева были обработаны биометрически. Выяснилось, что количество самосева в свежих типах леса более чем достаточное для естественного возобновления древостоев при условии охраны молодого подроста от потрав и проведении своевременной борьбы с сорной растительностью.

Лаборатория анатомии растений
(заведующий доктор биологических наук Б. Т. Матиенко)

Работа лаборатории развертывается по теме «Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов», включающей следующие задачи: а) установление анатомических (карпогистологических) типов плодов на основе сравнительноанатомического и субмикроскопического исследования и б) изучение структурной основы крупноплодности на базе сравнительного анализа крупных и мелких плодов. Более частным вопросом является изучение организации хромопластов (каротиноидопластов).

Плоды в качестве объекта исследования были взяты потому, что они представляют большой интерес в аспекте приспособительной эволюции покрытосеменных растений, а также ввиду большого практического значения плодов многих растений. В настоящее время лабораторией исследуются плоды представителей ряда семейств, относящиеся к группе сочных; завершены исследования плодов тыквенных, продолжаются исследования по анатомии и ультраструктуре плодов пасленовых, розанных, виноградных, бобовых и жимолостных.

На примере плодов тыквенных установлено, что анатомическая организация околоплодника указывает на то, что частные приспособления могут быть одним из модусов приспособительной эволюции растений. Эволюция гистологической зональности околоплодника шла в трех направлениях: от малодифференцированной к более дифференцированной, и далее к высокоспециализированной; от небольшого числа гистологических зон (3—4) к большему числу слоев (5—6); от параллельного расположения гистологических зон к непараллельному.

Все разнообразие плодов семейства тыквенных сводится к восьми карпогистологическим типам, большинство которых высокоспециализированы. Наряду с другими признаками это указывает на морфобиологическое совершенство этого семейства и на его подвинутость в эволюционном отношении.

На основе изучения ультрамикроскопической структуры клеток и тканей плодов и других органов растений выяснилось, что каждый тип ткани имеет свою специфику не только в отношении микроскопических, но и субмикроскопических особенностей, что привело к мысли о существовании параллелизма в области субмикроскопической организации.

Особое внимание уделяется изучению ультраструктуры каротиноидопластов (хромопластов). Предложена новая классификация желто-оранжевых и красных пластид с учетом основных особенностей ультраструктуры.

Лаборатория цитологии растений
(руководитель кандидат биологических наук А. А. Чеботарь)

Лаборатория включена в состав ботанического сада с 1964 г. Задача ее — выяснение формообразовательных процессов происходящих в новых формах растений, возникших в результате отдаленной гибридизации, искусственно вызванной полиплоидии и при экспериментальном мутагенезе.

Исследования проводятся в следующих направлениях: 1) сравнительная кариология естественно сложившихся полиплоидных родов злаков (роды *Triticum*, *Avena*, *Hordeum*, *Zea*, *Sorghum*, *Panicum*, *Agropyron*); основное внимание уделяется анализу числа и морфологии соматических хромосом, а также геномному анализу анафетических хромосом первой профазы мейоза; 2) сравнительная кариология новых форм, полученных путем отдаленной гибридизации и искусственно вызванной полиплоидии; 3) цитологическое исследование экспериментально полученных мутантов; начато электронномикроскопическое исследование исходных и вновь возникших форм; 4) изучение процесса дифференциации соматических и генеративных тканей в нормальных и измененных условиях развития, особенно вариации числа и морфологии хромосом развивающихся тканей и органов на протяжении онтогенетического развития.

Начаты исследования отдаленных гибридов, полученных от скрещивания разнохромосомных пшениц, а также в результате прямых и обратных скрещиваний пшеницы с пыреем и рожью.

Изучалось действие мутагенных веществ нитрозилмочевины, гидрозиламина, меркалеукена, уретана, диэтила и др.

Семенная лаборатория (руководитель В. Г. Нестеренко)

Создан обменный фонд семян растений, испытываемых и культивируемых в Ботаническом саду. Ежегодно издается и рассылается каталог семян, предлагаемых в обмен. Производится ежегодный обмен семенами с отечественными и зарубежными садами и другими ботаническими учреждениями (3—3.5 тысячи пакетообразцов). В лаборатории изучается продолжительность сохранения всхожести семенами различных растений.

Коллективом научных сотрудников Ботанического сада опубликовано более 400 научных работ, в том числе монографии и тематические сборники.

Лаборатории интродукции древесных пород и цветочных растений неоднократно участвовали во всесоюзной и республиканской выставках достижений народного хозяйства, выступали на всесоюзных и республиканских смотрах цветоводства и озеленения. На международной выставке цветов в Эрфурте (1961 г.) Ботаническому саду были присуждены две серебряные медали. Дендрологам и цветоводам сада неоднократно присуждались медали и грамоты ВДНХ и РВДНХ.

Дальнейшее развитие и расширение научных и экспериментальных исследований Сада лимитируется недостатком земельной площади, требуется расширение территории Сада. Этот насущный вопрос положительно разрешается. Советом Министров Молдавской ССР выделена вторая, более обширная территория, около 100 га, близ южной окраины Кишинева для создания нового Ботанического сада и строительства лабораторных помещений и оранжерейного комплекса.

Ботанический сад
Академии наук
Молдавской ССР,
Кишинев.

(Получено 8 VIII 1967).

ТОМ 53 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1968, № 6

ХРОНИКА

УДК 006.3 : 581.55

СОВЕЩАНИЕ ПО МЕТОДАМ ВЫДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ 15—17 МАЯ 1967 г. В ЛЕНИНГРАДЕ

С 1 рисунком

B. N. NORIN. A CONFERENCE ON THE METHODS OF DISTINGUISHING PLANT ASSOCIATIONS HELD IN LENINGRAD ON MAY 15—17, 1967

15—17 мая 1967 г. в отделе геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР состоялось рабочее совещание по методам выделения растительных ассоциаций, созванное по инициативе Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» и Ботанического института АН СССР. Открывая совещание В. Д. Александрова подчеркнула важное значение правильного решения вопросов классификации растительности как в теоретическом отношении, так и для практики геоботанических исследований. Вопрос о методах выделения ассоциаций требует особенно неотложного внимания в связи с тем, что выделение ассоциации советскими геоботаниками производится без узаконенных правил, выделенные единицы обычно никак не документируются, при этом остается неясным их объем, и данные разных авторов трудно сравнивать и использовать для тех или иных обобщений. Настоящее совещание созвано с целью обсудить и обнародовать методы выделения ассоциаций, применяемые как в учебной практике кафедр геоботаники, так и отдельными исследователями.

На совещании были заслушаны и обсуждены доклады В. И. Василевича, В. В. Мазинга, А. А. Ниценко, Ю. Н. Нешатаева, Д. Н. Сабурова и А. Н. Лукичевой, Д. К. Апаля-Шидлене, Л. Н. Соболева, Т. Э. Фрея, Б. М. Миркина.

В. И. Василевич (Ленинград, БИН АН СССР). Принципы выделения растительных ассоциаций. Обычно растительную ассоциацию считают основной таксономической единицей растительности. В таком случае она должна чем-то принципиально отличаться от единиц, стоящих выше и ниже ее по рангу. Предлагается считать ассоциацией наиболее мелкую естественную группу объектов. Естественная группа — это такая совокупность объектов, для каждого члена которой среднее сходство с объектами данной группы значительно выше, чем с объектами других групп. Единицы ниже ассоциации (растительные комбинации, варианты ассоциаций) — части одной естественной группы; в данном случае непрерывность настолько велика, что они, в общем, искусственны. Единицы выше ассоциации представляют собою объединения нескольких естественных групп. Если они в свою очередь образуют естественные группы, возможна иерархическая классификация. Естественная классификация может иметь и познавательные функции, поэтому желательно использовать для ее построения минимум признаков, сохранив остальные для проверки ее предсказательной ценности. При практикуемых методах сбора материала ассоциация фактически представляет собою совокупность не естественно ограниченных фитоценотических объектов, а пробных площадей.

В. В. Мазинг (Тарту, Университет). Некоторые простые методы обработки геоботанических данных, используемые в учебной практике университета. На основании специально подобранных примеров студенты должны усвоить основные методические установки и приемы (способы размещения пробных площадок, методы описания растительности на пробных площадках и без фиксированных площадей, выбор описываемых показателей и признаков в зависимости от целей работы, различные приемы обработки материала). Коротко характеризуется содержание следующих работ: 1) анализ ярусной и синузиальной структуры леса и выделение социаций; процентное соотношение социаций (т. е. комбинаций синузий с различными доминантами в отдельных ярусах); 2) определение типов леса (болот, лугов) по комплексу признаков (на основании соответствующих таблиц); 3) определение экологических показателей и кормовой ценности видов луговой растительности по отдельным описаниям (используя соответствующие шкалы); 4) изучение изменений растительности под влиянием определенного фактора и выявление видов-индикаторов (на примере изучения влияния осушения болот); 5) обработка описаний сообществ с целью объективного выделения единиц растительности (применяя метод Кульчинского в упрощенном виде). Для полевых работ по геоботанике составлено соответствующее руководство на эстонском языке («Полевая ботаника», Тарту, 1966).

Ю. Н. Нешатаев (Ленинград, Университет). Методика обработки геоботанических описаний в учебной практике кафедры геоботаники ЛГУ. Показывается методика обработки материалов рекогносцировочных геоботанических исследований, когда в итоге полевых работ геоботаник имеет несколько десятков описаний пробных площадей фитоценозов, относящихся к одной формации или к единицам меньше ее. Обычная последовательность анализа описаний, собранных в итоге направленной выборки типичных сообществ, следующая: 1) уточнение видового состава и его характеристика (экологическая, фитоценотическая, географическая, хозяйственная и т. п.); 2) уточнение оценок относительной роли видов в сообществе (вычисление относительного обилия, покрытия, определение запасов древесины, бонитета и т. п.); 3) рабочее наименование фитоценозов и предварительное отнесение их к той или иной ассоциации, группе ассоциаций, классу ассоциаций и формации по основным доминантам и содоминантам главных ярусов; 4) ранжирование описаний по ведущему фактору среды в пределах выделенных классификационных единиц; 5) составление сводного списка описаний пробных площадей фитоценозов с распределением видов по хозяйственно-биологическим и экологическим группам с указанием обилия по Друде или в баллах, или покрытия в процентах; 6) сравнительный анализ выделенных групп сообществ на предмет выяснения однородности видового состава во флористическом, экологическом и фитоценотическом отношениях; выделение вариантов ассоциаций, выявление конвергирующих сообществ; 7) окончательная группировка описаний и составление чистового варианта сводного списка с выделением ассоциаций и их объединением в более крупные единицы; уточнение наименования ассоциаций; 8) анализ ассоциаций и их объединений; текстовая характеристика ассоциаций (описание условий местоположения, структуры, особенностей главнейших ценозообразователей, индикаторных и детерминантных видов, указывающих на место сообществ в ряду смен, на экологический и географический ареалы ассоциаций, их хозяйственное значение и т. п.); 9) составление эколого-фитоценотической схемы типов сообществ.

А. А. Ниценко (Ленинград, Университет). О приемах выделения растительных ассоциаций по комплексу признаков. При разделении совокупности описаний на группы до первичных единиц (ассоциаций в смысле большинства авторов) следует применять последовательное расчленение по комплексу признаков. Это разделение показано на 30 конкретных описаниях и производилось следующим образом: 1) жизненная форма основных доминантов (выявляются сообщества лесные, травянистые, кустарниковые и т. п.); 2) доминанты основного яруса (частью эти группы следует рассматривать как выделенные предварительно); 3) соотношение роли видов разных экологических «свит», причем одновременно вычленяются более дробные группы в пределах ранее выделенных и объединяются «близнецовые» сообщества с разными доминантами в тех случаях, когда доминанты экологически очень близки; 4) ярусное сложение; в приведенном материале в некоторых случаях разделились травяные и травяно-моховые сообщества, сходные по другим прежде разобранным признакам; 5) мозаичное сложение; в приведенном материале в некоторых случаях разделились сложившиеся сообщества и пионерные стадии зарастания, сходные по видовому составу и роли видов разной экологии; 6) сезонные аспекты и разногодичные грани; при этом в пределах выделенных групп расчленяются устойчивые во времени собщества и сообщества, в среднем состоянии сходные с ними, но имеющие отличные сезонные или разногодичные состояния; при этом всегда обнаруживаются и не учтенные ранее различия в условиях и незначительные отличия по растительности; 7) жизненность основных компонентов и характер местообитания. Эти критерии (7) — факультативные; обычно все предыдущие вместе являются уже достаточными, однако оказалось, что в некоторых сообществах простого строения с широкой экологической амплитудой доминантов приходится далее разделять полученные группы и по этим признакам, так как они показывают значительную неоднородность, причем также обнаруживаются и другие не учтенные ранее различия.

Ю. Н. Нешатаев (Ленинград, Университет). Выборочностатистический метод выделения растительных ассоциаций. При сборе материала в дубравах южной лесостепи применялась методика круговых проб, которые регулярно размещались по всему изучаемому массиву или по его типичной части через 100 м. В этих точках измерялись показатели древостоя. Травяной покров учитывался на 20 мелких площадках размером 0.25 м² в районе круговой пробы (проективное покрытие и встречаемость всех видов). Эти данные обрабатывались затем на перфокартах с краевой перфорацией для определения коэффициентов сопряженности (контингенции) основных видов древостоя и травостоя. На основании данных коэффициентов определялись группы (плеяды) видов, наиболее сильно и достоверно сопряженных в своем распространении (положительно или отрицательно). Среди таких групп видов выделялись наиболее важные в индикаторном отношении виды. При составлении сводных списков описаний круговых проб виды группировались по степени их контингенции, что давало возможность наряду с учетом степени доминирования вида принимать во внимание его индикаторное значение в смысле дифференциальных видов Браун-Бланке. Количественные данные для каждой точки наносились

на карту и проводились границы контуров с использованием правил интерполяции и определением степени точности наносимых границ. Эти же данные использовались для составления карт, где фитоценотическая напряженность между основными видами выражалась изолиниями фитоценотической значимости (равного обилия, в частности). Такой ценометрический анализ карты реперных точек позволяет количественно выражать градиенты фитоценотического поля, что важно для понимания основных единиц растительности и проведения пространственных границ между ними. Хотя выборочно-статистический метод более сложный и трудоемкий, чем обычный метод рекогносцировочных исследований, но он устраняет в значительной степени субъективизм в работе и дает возможность собирать массовый материал и обрабатывать его статистически. Это позволяет более объективно выделять и характеризовать единицы растительного покрова.

Д. Н. Сабуров и А. Н. Лукичева (Ленинград, БИН АН СССР). Методы обработки геоботанических описаний для выделения растительных ассоциаций с учетом структуры ландшафта. Выделение основной единицы растительности — ассоциации, проводилось в 3 этапа. I этап — предварительное выделение ассоциации в поле по легкозаметным физиономическим признакам: приуроченности к определенным местоположениям и доминантам ярусов. II этап — составление таблиц обработки по ландшафтному принципу для уточнения полевых определений ассоциаций путем выделения характерных признаков ассоциаций и установления обобщенных диагнозов ассоциаций. В таблицы включались описания, предварительно классифицированные в поле на формации, группы ассоциаций, ассоциации. В пределах ассоциаций, описания группировались по ландшафтному признаку (приуроченность к рельефу и почвообразующим горным породам). Обработка велась в два приема. Вначале выявлялись характерные признаки ассоциаций путем сортировки по показателям растительности и среды (признаки растительности — основные, признаки прямодействующих факторов среды — дополнительные). После этого сводились в единые группы все виды по принципу их характерности для определенных ассоциаций и группировались описания со сходными комплексами характерных признаков. Сведенные описания соответствовали ассоциациям или вариантам ассоциаций. III этап — построение таблиц иерархической классификации растительности и установление критериев для единиц разного ранга на основе выделения эколого-ценотических групп видов и анализа соотношения этих групп. На основе обобщенных описаний ассоциаций, полученных на втором этапе, составляются таблицы, где ассоциации размещаются в ряды по экологическому принципу (в пределах градаций ряда увлажнения проводится подразделение по степени трофности и условиям аэрации). При этом вначале выделяются признаки растительности и виды растений, характерные для определенных экологических условий. После этого сводятся в экологические группы все виды со сходной экологией (с учетом их обилия и покрытия), и в заключение производится перегруппировка описаний с тем, чтобы сделать экологические группы максимально компактными. В результате такого анализа таблиц выделились критерии субординационных единиц геоботанической классификации. Классы ассоциаций выделялись по господству характерной экологической группы, по типу почвы, по преобладающему классу бонитета древостоев. Группы ассоциаций в пределах класса выделялись по значительной примеси к экологической группе, характерной для класса, видов экологических групп, преобладающих в других классах, и по разновидности почв. Формации выделялись по доминанту господствующего яруса. Ассоциации выделялись по количественному соотношению видов в пределах экологических групп; по незначительной примеси к видам, характерным для группы ассоциаций; по характерным видам растений (индикаторам); по таксационной характеристике древостоя; по соотношению генетических горизонтов почв и по литологии почвообразующих пород.

Д. К. Апаля-Шидлене (Вильнюс, Инст. ботаники Литовской ССР). Выделение ассоциаций на основе биоэкогрупп. Под биоэкогруппой понимается группа видов с одинаковой экологией и частично биологией. Биоэкогруппы — микроструктурные части фитоценоза, которые занимают определенные экзоэндоэкологические ниши в фитоценозе. Каждая биоэкогруппа имеет определенный видовой состав, но часто в зависимости от конкретных условий местообитания некоторые виды отсутствуют. Биоэкогруппы могут быть доминантными, эдификаторными, константными. Все биоэкогруппы индикаторные. Полную характеристику местообитания дает только весь комплекс биоэкогрупп одного фитоценоза. Сильноиндикаторные биоэкогруппы выражают самые главные, коренные, устойчивые свойства местообитания. Ассоциация, основная единица растительного покрова, — это объединение фитоценозов с одинаковыми, константными, сильноиндикаторными биоэкогруппами. Субассоциации выделяются по менее константным, дифференциальным биоэкогруппам; мелкие таксоны — варианты и субварианты — по доминантным видам; таксоны выше ассоциации — по эдификаторным биоэкогруппам.

Л. Н. Соболев (Москва, Инст. географии АН СССР). Выделение элементарных типологических единиц растительного покрова с использованием методики Л. Г. Раменского. При экологической («эколого-топологической») классификации преследуется цель: показать общность условий местообитания, как ныне действующую причину состава растительной группировки. Выяснение основного звена — «ассоциации» — начинается с установления зависимости между составом растительной группировки и основными факторами местообитания. Построение шкал Раменского основано на использовании комбинированного метода исследования: получая путем наблюдения знания об отношении растений к местообитанию, возвращаться к детализации знаний о растительности, уточнив свои представления о местообитании путем его исследования. Уяснение принадлежности сообщества к определенной части континуума начинается с характеристики основных режимов местообитания по шкалам Раменского при использовании метода ограничения. Все описания делятся на группы из нескольких близких ступеней шкалы увлажнения и почвенного богатства. При этом учитывается сходство в объединяемых ступенях видов высокого обилия (выше 2.5—3% проективного покрытия). Точным приемом для отбраковки описаний является выявление верхнего тертиля. Для этого показатели обилия каждого данного вида располагаются в ряд по степени убывания (включая «0» — отсутствие). Показатель, стоящий на расстоянии одной трети от начала ряда, и есть верхний тертиль. По этим типичным показателям составляется список обильных видов группы, с которым сравнивается каждое описание, и отбраковываются те, где вид сильно отклоняется от нормы или появляется новый вид высокого обилия. Для дальнейшего разделения группы используется учет факторов, не предусмотренных шкалами. Полученный ряд групп разного ранга можно рассматривать как таксоны топо-экологической классификации. Так, В. Д. Утехин, классифицируя растительность Центрально-Черноземного заповедника, предлагает следующие наименования таксонов. Ассоциации — группы, имеющие в пределах нескольких соседних ступеней увлажнения и трофности общие массовые виды (покрытие °—10% и выше) и различающиеся только по видам, менее обильным (выше 2.5—3% покрытия). Субассоциации — группы, характеризующиеся по воздействию факторов меньшего значения и различающиеся в пределах ассоциаций по составу видов среднего обилия (от 2.5 до 0.3%). Возможно выделять варианты (ими могут быть даже единичные сообщества) по присутствию или отсутствию отдельных видов. Данные таксоны не тождественны ассоциациям и субассоциациям фитоценотических классификаций.

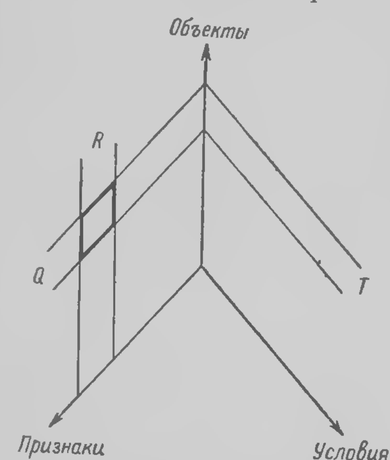
Т. Э. Фрей (Тарту, Инст. зоологии и ботаники АН Эстонской ССР). Обработка геоботанических описаний методом анализа скоплений с применением критерия К. Выделение объективных классификационных единиц на основе варьирования состава и структуры геоботанических описаний — задача довольно сложная, связанная не только с трудностями, проявляющимися в ходе проведения какой-то обоснованной процедуры выделения классификационных единиц, но и с проблемами выборки объектов исследования, их описания, обработки исходных данных и пр. Среди названных моментов основным следует признать создание логически и математически корректных процедур упорядочения аналитических данных в однородные скопления. В данном сообщении ударение ставилось на изучение возможности применения метода анализа скоплений, предложенного автором ранее (Frey, Vohandu, 1966 г.) для познания структуры совокупности изучаемых объектов не только при анализе мерных матриц различия, но и мерных и немерных матриц сходства. Анализ конкретных данных показал, что критерий К анализа скоплений позволяет выделить лишь единицы наименьшего ранга. На последующих этапах выявления структуры совокупности объектов вместо критерия К приходится основываться на следующем: на каких уровнях единицы наименьшего ранга сливаются, образуя единицы высших рангов.

Б. М. Миркин (Уфа, Башкирский университет). Выделение ассоциаций на примере растительности речных пойм. При классификации необходимо одновременное использование доминантов и детерминантов. Учет специфики типа растительности ведет к использованию метода синузий при классификации лесов, т. е. к построению вспомогательных классификаций типов древесного яруса и травянистого яруса, и интерпретации ассоциации как комбинации синузиальных единиц. При выделении ассоциаций применялся метод, названный эмпирико-статистическим. Предлагается проводить выделение ассоциаций в три этапа. На первом этапе (полевое обследование) собирается репрезентативная выборка описаний. Проводится предварительное выделение типов фитоценозов путем классификации экотопов и отыскания в растительном покрове признаков, которые коррелируют с изменениями среды. На втором этапе предварительные типы генерализуются в более крупные единицы (ассоциации) путем объединения групп описаний, отражающих разные погодные фазы фитоценозов. Объединяются также группы описаний, доминанты которых входят в одну экологическую свиту замещения (т. е. могут сменять друг друга в пространстве и во времени без существенных изменений среды). Составляется сводный список, определяется ядро постоянных видов и для входящих в него компонентов расчитываются квартили покрытия. Анализируются полученные результаты и вновь генерализуются типы, ядра которых близки. На третьем этапе проводится объективный контроль гомогенности выделенных единиц. Для этого из каждой ассоциации делается случайная выборка в 10 описаний и составляется матрица сходства по Чекановскому; рассчитывается среднее арифметическое сходства и коэффициент варьирования. Среднее арифметическое сходства хороших ассоциаций должно быть не ниже 50%, а коэффициент варьирования — не выше 25%.

———

В дискуссии по докладам был обсужден ряд принципиально важных вопросов, для разрешения которых необходима разработка не только методики, но и общей теории геоботаники. Все участники совещания отмечали отсутствие единой стандартной методики выделения растительных ассоциаций, в результате чего часто получаются результаты, несравнимые у разных исследователей, что затрудняет и даже делает невозможным получение массовых материалов по географии (ареалам) определенных ассоциаций, их варьированию, динамике и т. д.

На совещании подвергся тщательному обсуждению вопрос *о роли и значении признаков местообитания* при классификации растительности. А. М. *Семенова-Тян-Шанская* утверждала, что учет признаков только растительности является чисто формальным подходом к классификации, который ведет в тупик. А. А. *Корчагин* же отметил, что признаки среды не являются признаками растительности, но их необходимо привлекать как вспомогательный критерий при выделении ассоциаций. Аналогичную точку зрения высказал А. А. *Ниценко*, считая, что существуют типы сообществ и типы местообитаний; при выделении типов сообществ признаки местообитания являются подсобным критерием. При этом Ниценко отметил, что у Ю. Н. Нешатаева ассоциация по существу является группой типов фитоценозов на сходных местообитаниях, тем самым последний приходит во взглядах на растительность к представлениям Погребняка. Ниценко различает диагностические признаки ассоциации и проверочные, последние не учитываются при выделении ассоциаций. Оригинальный взгляд на данный вопрос высказал Т. Э. *Фрей*. Он считает, что существуют три класса понятий: объекты (фитоценозы, пробные площади), признаки (характеристики поведения, состояния) и ситуации (условия, в которых проводятся измерения, наблюдения над объектом). Могут быть (см. рисунок) коррелятивные серии объектов по признакам (техника «Q»), по условиям (техника «T») и серии признаков по объектам (техника «R»). По технике «T» выделяются типы местообитаний. Фитоценология же — это выделение коррелятивных серий по технике «Q» и «R», они должны совпадать. Фрей также считает, что при логическом делении понятий (классификации сверху) сортировка производится только по какому-то одному признаку, выбираемому заранее, а при классификации снизу вверх производится учет всех признаков одновременно что дает возможность выяснить, при помощи каких признаков можно выделить данную группу



Принципиальная схема соотношения основных классификационных понятий применительно к классификации растительности (составлено по высказыванию Т. Э. Фрея на совещании).

Противоречивые взгляды были высказаны также по вопросу *о значении доминантов* при классификации растительности. Ю. Н. *Нешатаев* считает, что при классификации нужно последовательно придерживаться того признака, который был взят первоначально, иначе теряется логичность классификации. Этим признаком является доминирование, учитываемое на всех ступенях иерархической системы от ассоциации до формации; для проверки выделяемых групп можно и нужно привлекать другие признаки. А. А. *Ниценко*, отстаивая вывод о необходимости одновременного учета доминантов и детерминантов, указывал, что нельзя придавать слишком большое индикаторное значение доминантам, так как они несут столько информации, сколько придает им Нешатаев. Д. Н. *Сабуров* также придерживается мнения, что выделение ассоциаций нужно производить как по доминирующим растениям, так и по характерным синузиям. Точно так же и И. Х. *Блюменталь* считает, что при выделении ассоциаций учет доминантов (доминантом может быть синузия — «коллективный доминант»), хотя и очень существен, но нельзя ограничиваться только этим признаком — важен учет других синузий.

Участники совещания, придавая большое значение при классификации синузиям, отмечали, что в это понятие вкладывается слишком разнообразное содержание. Ниценко предложил оставить то содержание, какое существует в работах В. Н. Сукачева Блюменталь, считая, что для синузий характерно взаимодействие слагающих их растений, все же приравнивает синузии к экологическим группам. Подобное понимание синузий встретило критику со стороны Нешатаева, когда он отмечал, что «синузии» Дз. Апаля-Шидлене[1] являются по существу не синузиями, а экологическими группами.

В прениях был затронут довольно важный вопрос *о ранге выделяемых разными методами групп и об их естественности*. И. Х. Блюменталь отметил, что некоторые докладчики выделяли не ассоциации, а социации и даже «группы описаний» (? — *Б. Н.*); это связано с тем, что у нас отсутствует точное

[1] При изложении доклада Дз. Апаля-Шидлене мы по ее просьбе заменили термин «синузия», применявшийся ею на совещании, термином «биоэкогруппа». Данный термин был предложен ей А. А. Ниценко.

определение ассоциации. Нешатаев, задавая вопрос о критериях той или иной таксономической единицы, в свою очередь высказал сомнение в том, что докладчики выделяли именно ассоциации. По его мнению, для каждого масштаба явлений (синузии, микрогруппировки, фитоценозы и т. д.) нужна своя степень точности учета признаков, установление которой поможет определить объем ассоциации (? — это другой аспект проблемы, прямо не связанный с объемом ассоциации как таксономической единицы, — *Б. Н.*). В. И. *Василевич* согласился, что статистические методы, рекомендуемые им, действительно не могут дать суждения о ранге выделяемых групп, для этого нужна лишь договоренность исследователей. Корчагин по данному вопросу заметил, что, несмотря на то что классики геоботаники В. Н. Сукачев и А. П. Шенников, хотя и не оставили руководства по выделению ассоциаций, но принципы этого выделения в своих трудах сформулировали.

О действительной естественности групп, выделяемых с помощью статистических методов, высказала большое сомнение Семенова Тян-Шанская, которая отметила, что в некоторых докладах (Василевич, Фрей) не было конкретных примеров, отсутствовали названия видов растений, поэтому объекты исследования этих докладчиков не являются естественными, в связи с чем неестественны и выделяемые группы — это свойство всех исследований с применением математических методов в геоботанике. Последнее утверждение вызвало ряд возражений. В. Д. *Александрова* отметила, что геоботаника нуждается сейчас в логически строгом обосновании ее понятий, а в этом большая роль должна быть отведена математическим методам. Аналогичное возражение высказал и Василевич, сказав, что там, где начинается формализация, там на смену искусству приходит подлинная наука, а в геоботанике часто достаточно простой формальной логики. Корчагин, Миркин, Сабуров, Апаля-Шидлене отметили, что, несмотря на то что с помощью математических методов в настоящее время еще сравнительно немногое достигнуто, эти методы, правильно применяемые, дадут большой результат. При этом Миркин, так же как и Василевич, говорил о необходимости разработки такой объективной методики классификации растительности, которая давала бы в одинаковой степени хорошие результаты у любого исследователя; о том, что при разработке методики нужно не только показать, как можно делать, но и доказать, что делать нужно только так.

Обсуждение на совещании вызвал вопрос *о минимальном количестве описаний для выделения ассоциации* (выступали Корчагин, Нешатаев, Миркин, Блюменталь, Василевич и др.). Крайние мнения были высказаны Блюменталем и Миркиным. Блюменталь считает, что желательно иметь по-возможности большее количество описаний, однако выделять ассоциации возможно и по единичным описаниям, не забывая при этом о неполноценности таких материалов. Миркин, выражая противоположную точку зрения, утверждал, что для выделения ассоциации совершенно необходимо минимум 5—7 описаний, при меньшем количестве исследователь не в праве этого делать.

При обсуждении докладов был затронут еще ряд других принципиальных вопросов: о роли сводных списков описаний растительности при ее классификации (сводные списки не являются методом выделения ассоциаций — Ниценко, Фрей); о площади выявления фитоценозов (площадь выявления является участком, на котором проявляются статистически достоверные показатели для главной жизненной формы — Нешатаев; о площади выявления нельзя судить лишь по признакам основной биоморфы, так как изменение фитоценозов происходит в разных «направлениях» — Фрей); о типичном для ассоциации фитоценозе (выделение типичного даже по одному признаку не всегда точно, фитоценоз же характеризуется множеством признаков, поэтому при выделении «типичного» фитоценоза будут крайне большие ошибки, и в таком случае безразлично выбирать ли «типичный» или «случайный» фитоценоз — Василевич); о методе Браун-Бланке (этот метод для нас неприемлем, так как с помощью его объединяются не единицы растительности, а типы местообитаний — Нешатаев); о необходимости разработки классификации синузий (Блюменталь); о соотношении понятий «фитоценоз» и «пробная площадь» при описании и классификации растительности (Василевич, Александрова, Апаля-Шидлене).

На заключительном заседании участниками совещания была принята резолюция.

Резолюция

1. Совещание отмечает исключительно важное значение разработки вопросов классификации растительности и, в частности, методов выделения ассоциаций как для теории геоботаники, так и для практики использования растительных ресурсов. Поэтому следует одобрить и признать вполне своевременной инициативу геоботанической секции Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», выразившуюся в созыве настоящего совещания.

2. Считать желательным при изучении растительности с целью выделения ассоциаций преимущественно обратить внимание на: а) разработку объективных методов сбора сравнимых данных, а также методов количественного выражения признаков растительного покрова и приемов статистической обработки материалов; б) изучение коррелятивных связей между различными признаками и выделение признаков, обеспечивающих наибольшую естественность выделяемых единиц; в) разработку и осуществление методов проверки естественности выделяемых единиц путем стационарных на-

блюдений над изменчивостью растительного покрова во времени, изучения условий среды, изучения географического ареала выделенных единиц и т. д.; г) получение конкретных характеристик ассоциаций на основании возможно большего количества описаний; д) опубликование сводных флористических списков, характеризующих выделенные ассоциации.

3. Считать наиболее перспективным направлением, требующим дальнейшей разработки, выделение ассоциаций по комплексу признаков, в том числе с учетом как доминантов, так и видов-детерминантов индикаторов среды.

4. Рекомендовать опубликование материалов настоящего совещания в виде отдельного сборника.

5. В дальнейшем считать необходимым составить и издать пособие по методике выделения растительных ассоциаций, отражающее различные применяемые в геоботанике методы.

6. Считать целесообразным созвать через два года более широкое совещание, посвященное методам классификации растительности.

Б. Н. Норин

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 XII 1967).

МЕЖДУНАРОДНЫЕ КОНГРЕССЫ, СЪЕЗДЫ И СИМПОЗИУМЫ

О РАБОТЕ НОМЕНКЛАТУРНОЙ СЕКЦИИ XI МЕЖДУНАРОДНОГО БОТАНИЧЕСКОГО КОНГРЕССА 1969 г.

(Краткая информация)

На предстоящем в 1969 г. в г. Сиэтле (США) XI Международном ботаническом конгрессе предполагается, как обычно, обсуждать и вопросы ботанической номенклатуры.

На заседаниях Номенклатурной секции Конгресса, которые будут проходить 21—24 августа 1969 г., т. е. непосредственно перед началом работы остальных секций, будут рассмотрены предложения об изменении или исправлении «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (изменение редакции отдельных статей и советов, а также примеров к ним, изменения в списках Nomina conservanda, в расположении метериала в кодексе и т. п.), которые может внести любой ботаник.

Решения Номенклатурной секции затем должны быть утверждены пленарным заседанием Конгресса, и после публикации их в новом издании «Международного кодекса ботанической номенклатуры» они войдут в силу.

По установившемуся порядку, кроме окончательного голосования предложений на заседаниях Номенклатурной секции Конгресса, проводится (обычно в начале того года, когда созывается Конгресс) предварительное заочное голосование поступивших предложений, в котором участвуют члены Международной ассоциации по таксономии растений, члены Номенклатурных комитетов, а также все авторы предложений, получающие полную печатную сводку всех предложений с комментариями Главного докладчика и бюллетени для голосования.

Ботаники, имеющие предложения по вопросам номенклатуры, должны учесть, что подготовка печатной сводки предложений требует много времени и что поэтому, как указывается в информации Оргкомитета XI Конгресса, такие предложения должны быть направлены Главному докладчику проф. Ф. А. Стафлё (Prof. Frans A. Stafleu, Rapporteur-Gènèral, XI International Botanical Congress, 106 Lange Nieuwstraat, Utrecht, Netherlands) до 1 сентября 1968 г.

Кроме отдельных ботаников-делегатов в окончательном голосовании на заседаниях Номенклатурной секции конгресса участвуют ботанические учреждения (по списку, утверждаемому Генеральным номенклатурным комитетом), делегирующие на эти заседания своих официальных представителей, либо передающие свои голоса замещающим делегатам. Список таких учреждений для XI Конгресса еще не опубликован. На X Конгрессе (в Эдинбурге, в 1964 г.) ботанические учреждения СССР имели 18 голосов.

И. А. Линчевский.

Апрель 1968 г.

June 1968

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес редакции: Ленинград, П-22, ул. Попова, 2

Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»

Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. В. Лихарева, Г. А. Мирошниченко* и *Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 20/III 1968 г. Подписано к печати 6/VI 1968 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Бум. л. 4¹/₂. Печ. л. 9 + 4 вкл. (¹/₂ печ. л.) = 13.30 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.23. Тип. зак. 980. М-22960. Тираж 2550.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12